This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

**Usage guidelines**

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

**About Google Book Search**

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

## Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

## Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

## Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

A 3 9015 00383 099 2
University of Michigan – BUHR

1837
ARTES VERITAS SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM CIRCUMSPICE
MORPHOLOGICAL
LABORATORY

SCIENCE LIBRARY
Q
49
J5

# Jenaische Zeitschrift

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

**medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft**

**zu Jena.**

---

## Sechsundzwanzigster Band.

Neue Folge, Neunzehnter Band.

**Mit 29 Tafeln und 1 Abbildung im Texte.**

**Jena,**

Verlag von Gustav Fischer

1892.

# Inhalt.

Seite

PASSARGE, SIEGFRIED, Das Röth im östlichen Thüringen . . . . . 1

SEMON, RICHARD, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Dargelegt an der Entwickelung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus. Mit Tafel I—XIV . . . 89

DREYER, FRIEDRICH, Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde. Mit Tafel XV—XXIX . . . 204

KÜKENTHAL, WILLY, Ueber den Ursprung und die Entwickelung der Säugethierzähne . . . . . . . . . . . . . . . . . . 469

# Das Röth im östlichen Thüringen.

Von

Dr. **Siegfried Passarge** in **Jena.**

Vorliegende Arbeit stellt einen Versuch vor, in dem Röth Ostthüringens eine Gliederung nach paläontologischen, wie petrographischen Merkmalen durchzuführen. Das untersuchte Gebiet umfaßt hauptsächlich das Saalethal von Jena bis Rudolstadt und seine Nebenthäler, sodann die Umgebung von Nebra im Unstrutthal. Bisher hat noch niemand in diesen Gebieten das Röth zu gliedern und bestimmte Horizonte auszuscheiden versucht. Die Sektionen im Saalethal bei Jena hat E. E. Schmid kartiert. Schmid giebt nicht nur keine Gliederung, er leugnet vielmehr das konstante Vorkommen bestimmter Dolomitbänke in den Mergeln des Untern Röths.

Nachdem er von der Ähnlichkeit der Dolomite in den verschiedenen Aufschlüssen der Sektion Jena gesprochen, fügt er hinzu (S. 8 der Erläuterungen, Bl. Jena): „So wahrscheinlich nun die Zugehörigkeit dieser Vorkommnisse zu einer Zone ist, so wenig würde die kartographische Ergänzung derselben zu einer Schicht oder zu einem durchstreichenden Schichten-Komplex gerechtfertigt sein —.“

In der That streicht aber ein großer Teil der Dolomite durch, und zwar in dem ganzen untersuchten Gebiet, wie ein Blick auf die zahlreichen, von den verschiedensten Punkten aufgenommenen Profile lehrt.

Die Arbeit ist sodann noch auf das Röth des übrigen Thüringens und Hessens ausgedehnt worden, soweit diese Gegenden bisher von der geologischen Landesanstalt aufgenommen sind, und es haben sich

manche interessante Verhältnisse herausgestellt. Jetzt erst, nachdem das jenaische Röth durch feste Horizonte gegliedert ist, ist es möglich, Vergleichungen mit dem Röth des übrigen Thüringens anzustellen. Alle Versuche, Horizonte z. B. aus Hessen oder Meiningen mit Schichten des jenaischen Röths zu identifizieren, sind an unserer bisherigen Unkenntnis und an dem Mangel fester Horizonte im jenaischen Röth gescheitert. So wird namentlich mit „Rhizocoralliumdolomit" alles Mögliche bezeichnet, Bänke, welche ohne Zweifel ein viel höheres Niveau einnehmen und den Quarziten der roten Mergel entsprechen, wie die Rhizocoralliumdolomite Moesta's in Hessen und Frantzen's in Meiningen, während Eck im mittleren Thüringen mit diesem Namen Bänke bezeichnet, welche wahrscheinlich in ein tieferes Niveau gehören.

Um kurz die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit anzugeben, so hat es sich ergeben, daß das Röth Thüringens sich in drei wohl charakterisierte Abteilungen zerlegen läßt, und daß in dem speziell untersuchten Gebiet innerhalb dieser Abteilungen noch zahlreiche konstante petrographische, wie paläontologische Horizonte existieren.

Bezüglich der Litteratur, welche mir zu Gebote stand, sei bemerkt, daß ich vorwiegend auf die Erläuterungen zur geologischen Spezialkarte von Preußen und den Thüringischen Staaten und das Jahrbuch der geologischen Landesanstalt angewiesen war. Speziell für die Umgebung von Jena standen mir die älteren Werke Zenker's zur Verfügung: Historisch-topographisches Taschenbuch von Jena und Beiträge zur Geschichte der Urwelt; ferner die neueren Arbeiten von Herrn Wagner in Zwätzen: Die Formationen des Buntsandsteins und Muschelkalks bei Jena (1887) und Über einige Cephalopoden aus dem Röth und untern Muschelkalk von Jena (Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft, 1888). Für die Umgebung von Meiningen sind wichtig die Arbeiten von Frantzen: Übersicht der geologischen Verhältnisse bei Meiningen (Berlin 1882), und von Proescholdt: Über die Gliederung des Buntsandsteins am Westrand des Thüringer Waldes (Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft, 1887). Bezüglich der bisherigen Kenntnisse über die Entstehung der Trias und speziell des Buntsandsteins ist vor allem die Arbeit von Bornemann: Über den Buntsandstein in Deutschland (Jena 1889) zu nennen.

*Das Röth im* östlichen Thüringen zerfällt petro-

graphisch ganz allgemein in drei Etagen, welche dem Auge sofort auffallen. Die unterste besteht aus fossilfreien, späthigen, porphyrischen, schiefrigen Gypsen, welche oft eine steile Terrasse bilden, sich aber nicht selten dem Auge durch Überschüttung und geringe Mächtigkeit entziehen. Ein völliges Fehlen dieser Stufe ist nur für wenige Punkte mit Sicherheit nachgewiesen. Sie erreichen 15 bis 20 m Mächtigkeit. Darüber folgen graugrüne Mergel mit zahlreichen Dolomitbänken, welche mit Ausnahme der nächsten Umgebung von Jena gar nicht oder nur wenig angebaut sind und meist nur dürftige Schafweide und Obstbäume tragen. Ihre durchschnittliche Mächtigkeit beträgt ungefähr 16—17 m. Ihre Kahlheit, ihre hellen Farben und besonders der Umstand, daß sie zusammen mit dem Gyps eine vorspringende Stufe bilden, machen die unteren Röthmergel zu einem wichtigen, auffallenden Glied in der Landschaft des Saalethals.

Scharf kontrastieren dagegen die grellen roten Mergel mit ihren hellgrünen Quarzit- und Mergelbändern, welche das Obere und Mittlere Röth bilden und die dritte petrographische Etage ausmachen. Sie bilden zuerst eine langsam ansteigende, breite, mit Feldern bedeckte Fläche, um sich dann plötzlich zu einem steilen, oft von engen Schluchten durchfurchten und durch Gypsterrassen gegliederten, kahlen Abhang zu erheben. Darüber folgen dann die hellen, gelb und grau gefärbten Kalkmergel und Kalke des Unteren Muschelkalks bis zum Rande des Plateaus.

Einer solchen petrographischen Gliederung entspricht nun keineswegs die paläontologische; denn die roten Mergel zerfallen in zwei Zonen, die obere der Myophoria vulgaris, welche sich an den Muschelkalk anlehnt, und die untere der Myophoria costata, welche aber auch für die Zone der grünen Mergel charakteristisch ist. Die grünen Mergel unterscheiden sich aber von den roten Mergeln mit Myophoria costata wiederum durch den großen Petrefaktenreichtum der eingelagerten Dolomitbänke und besonders die Führung von Beneckeia tenuis v. Seeb. Den fossilführenden Zonen stehen gegenüber die völlig petrefaktenleeren Gypse.

Der Chirotheriumsandstein wurde bisher in unserm Gebiet zum Mittleren Buntsandstein gestellt und zweifellos schließt er sich petrographisch enger an den darunter liegenden Sandstein als an die hangenden Gypse und Mergel an. Faßt man ihn aber nach Bornemann als Strandbildung auf, als eine unter der Herr-

schaft periodisch wechselnden Wasserstandes entstandene Küstenfacies und bezeichnet man nicht alle Grenzschichten des Hauptsandsteins gegen das Röth als Chirotheriumsandstein, sondern nur die Schichten, die wirklich Fährten enthalten, so muß man denselben, wie wir sehen werden, zum Röth stellen.

Dann würde die rein petrographische und paläontologische Gliederung im folgenden Verhältnis zu einander stehen:

| Paläontologisch. | | Petrographisch. |
|---|---|---|
| 4. Zone der Myophoria vulgaris | | Zone der roten u. grauen Mergel mit Dolomiten. |
| 3. Zone der Myophoria costata | b) ohne B. tenuis | Zone der roten Mergel. |
| | a) mit B. tenuis | Zone der graugrünen Mergel. |
| 2. Zone der fossilfreien Gypse | | Zone der fossilfreien Gypse. |
| 1. Chirotheriumsandstein | | Chirotheriumsandstein. |

Die geeignetste Gliederung, welche auf petrographische und paläontologische Charaktere zugleich Rücksicht nimmt und auch in der vorliegenden Arbeit durchgeführt worden ist, dürfte folgende sein:

3. Oberes Röth: rote Mergel und Sandsteinschiefer nebst Gypsschieferbänken, mit mehr oder weniger konstanten Dolomitbänken mit Myophoria vulgaris.

2. Mittleres Röth: rote Mergel mit grünlichen Quarzitbänken und mehreren konstanten Horizonten von Knollengyps. Myophoria costata in manchen Quarziten.

1. Unteres Röth· c) Zone der Beneckeia tenuis: grüne Mergel mit fossilreichen Dolomitbänken, welche zum Teil B. tenuis führen. b) Zone der fossilfreien Gypse: späthige, porphyrische und schiefrige Gypse. a) Chirotheriumsandstein.

Inwiefern eine solche Einleitung wahrscheinlich auf Änderungen in physikalischen Bedingungen, unter welchen sich das Röth ablagerte, zurückzuführen ist, kann erst am Schluß der gesamten Arbeit auseinandergesetzt werden.

Die Mächtigkeit des Röths wird von Schmid (Erläuterungen, Blatt Jena, p. 5) auf 300—480 Fuß (94—150 Meter) angegeben. Diese Angaben sind jedenfalls zu groß und beruhen zum Teil auf der übertriebenen Vorstellung von der Mächtigkeit der Gypse. Diese soll am Hausberg bei Jena 47 m betragen, ist aber nur 20 m groß. Die Messungen im Röth sind sehr schwierig, einerseits weil der Gyps an Mächtigkeit sehr wechselt und zu lokalen Schichtenstörungen, wie auch am Hausberg, Anlaß giebt, andererseits sind die Grenzen der Abteilung nur selten so scharf an einer Stelle aufgeschlossen, daß man ihre Abstände als die direkte Mächtigkeit annehmen darf. Ich habe von einer Anzahl von Auf-

schlüssen die durchschnittliche Mächtigkeit der einzelnen Stufen berechnet und dabei folgende Werte erhalten:

| | | |
|---|---|---|
| Chirotheriumsandstein | bis | 1,50 m |
| Gyps | | 20,00 „ |
| Untere Röthmergel | | 16,00 „ |
| Mittleres Röth | | |
| a) untere Abteilung | | 20,00 „ |
| b) obere Abteilung | | 30,00 „ |
| Oberes Röth | | 10,00 „ |
| Gesamtmächtigkeit in maximo | | 97,50 m |

Im allgemeinen beträgt aber die Mächtigkeit des Röths, wenn man den unbeständigen Gyps und den Chirotheriumsandstein unbeachtet läßt, nur 60—75 m oder 192—240 Fuß.

## Das Untere Röth.

Das Untere Röth bildet, wie erwähnt, ein leicht erkennbares Glied der Landschaft, indem es als wenig bewachsene Stufe gewöhnlich in die Thäler vorspringt, während sich das Mittlere Röth mit seinen roten Farben dahinter deutlich abhebt. Die Ränder des Plateaus, welches das untere Röth bildet, sind oft von tiefen Schluchten durchfurcht, welche die Mergel und Gypse durchschneiden und vorzügliche Aufschlüsse darbieten. Im Süden, wo der Mittlere Buntsandstein mächtig hervortritt, bildet derselbe seinerseits ein weit vorspringendes Piedestal für das Röth, so daß die ostthüringische Trias vom Buntsandstein bis zum Obern Muschelkalk ähnlich dem schwäbischen Jura sich staffelförmig aufbaut.

Die Aufschlüsse im Saalthal liegen innerhalb der Linien Bürgel-Golmsdorf im NO. von Jena und Orlamünde-Kochberg im Süden, haben also ungefähr eine Längserstreckung von 30 km. Im Unstrutthal liegen die hauptsächlichsten Aufschlüsse bei Nebra, Prettiz und Kirchscheidungen. Schreiten wir nun zur Beschreibung der einzelnen Glieder des Unteren Röths.

### Der Chirotheriumsandstein

besteht bei Jena aus dünnplattigen Sandsteinen, welche durch dünne, lockere Schichten getrennt werden. Sie sind im Hohlweg nach Ziegenhain in einer Mächtigkeit von etwa 1,50 m aufgeschlossen. An der Einmündung des Gemdenbaches, wo früher Fährten und sogar Wirbel gefunden worden sind, sind die obersten Schichten des Chirotheriumsandsteins am rechten Ufer aufgeschlossen. Unterhalb der Sophienhöhe beträgt seine Mächtigkeit nur 0,50—0,75 m. Er besteht

aus demselben Material, wie die darunter liegenden Sandsteine, unterscheidet sich von ihnen jedoch durch seine Struktur. Denn jene sind dickbankig und besitzen diagonale Schichtung, der Chirotheriumsandstein dagegen besteht aus Platten von mehreren Centimetern Dicke. Da die Grenze zwischen Röth und Hauptsandstein nur selten gut aufgeschlossen ist, so ist auch der Chirotheriumsandstein nur selten zu beobachten. Mit Sicherheit ist er noch bei Bockedra entwickelt, wo in einem Steinbruch die gebrochenen Platten reichlich mit Tierfährten der verschiedensten Arten bedeckt sind. Übrigens kommen Chirotheriumfährten in anderen Gegenden in verschiedenen Niveaus des Hauptsandsteins vor (Bornemann l. c. S. 48).

### Die untern fosselfreien Gypse.

Sowohl im Saalethal, wie an der Unstrut beginnt das Röth an den meisten Stellen mit mächtigen Gypsschichten. Ihre Mächtigkeit wechselt ungemein und ist oft schwer zu bestimmen. Am Jenzig, Hausberg, an der Sophienhöhe bei Jena, ferner bei Gumperda am Kugelberg (westlich von Kahla) und an manchen Stellen des Unstrutthales (Prettiz, Nebra, Kirchscheidungen) erreichen die Gypse die bedeutende Mächtigkeit von 10—20 m und spielen mit ihren steilen Wänden landschaftlich eine hervorragende Rolle; doch ist es ein Irrtum, wenn Herr Wagner für den Gyps am Hausberg 56 m Mächtigkeit angiebt (Die Formationen des Buntsandsteins etc. S. 6, und: Über einige Cephalopoden etc. S. 29). Sie beträgt nirgends mehr als 19—20 m, wie man an dem Wasserriß, durch welchen der Weg von Camsdorf nach der Wilhelmshöhe führt, mit Sicherheit messen kann. Die scheinbar bedeutendere Mächtigkeit am südlichsten Weg zur Wilhelmshöhe wird durch lokale Schichtenstörungen bedingt. An vielen Punkten des untersuchten Gebietes sind die Gypse aber noch weit weniger mächtig oder nur die technisch verwertbaren Bänke durch Steinbrüche aufgeschlossen; ihre absolute Mächtigkeit läßt sich dann nicht genau angeben. Vollständig zu fehlen scheinen sie nördlich von Gumperda und auf der ganzen Linie von Orlamünde über Heilingen nach Engerda.

Bezüglich der näheren petrographischen Beschreibung der unteren Gypse muß auf die zahlreichen bereits erschienenen Arbeiten, besonders Zenker's Taschenbuch verwiesen werden. Hier sei nur kurz bemerkt, daß sie im wesentlichen aus späthigen und porphyrischen Gypsbänken und aus mindestens gleich mächtigen dünn-

geschichteten, sand- und mergelreichen Gypsschiefern bestehen, welche zu schüttigen, glimmerreichen Sandstein- und Mergelschiefern verwittern. Sie beweisen zur Genüge, daß während der Gypsbildung in die Lagunen eine Einschwemmung mechanischer Sedimente stattfand. In den meisten Gypslagern findet sich aber auch eine schneeweiße reine Gypsbank mit bis mehrere Centimeter großen Gypskrystallen von 2—3 m Mächtigkeit. Sie geht nach oben und unten in verunreinigte porphyrische Gypsschiefer über. ZENKER nennt sie den „Jenaischen Alabaster“. Er ist als technisch verwertbare Bank an verschiedenen Stellen des Hausberges, bei Groß-Löbichau (O. von Jena), Drackendorf (O. von Lobeda), Göschwitz und vielen anderen Orten aufgeschlossen.

Eigentümlich sind Einlagerungen von grauem, sehr thonerdereichem Kalk, welcher ungeschichtet, versteinerungslos und, wie es scheint, gypsfrei ist. Am Hausberg bildet er eine vertikal zerklüftete, 20 cm mächtige Bank mit muschligem Bruch. Sehr mächtig sind Einlagerungen einer ganz ähnlichen Bank im Gyps nördlich von Kirchscheidungen a. d. Unstrut. Er bildet 2 Bänke von 25 cm und 40 cm Mächtigkeit, von denen jede in mehrere 5—10 cm dicke Bänkchen zerfällt. Bei Nebra und Prettiz im Westen lassen sich diese Bänke nicht mehr nachweisen.

Dünne, 2—3 cm mächtige Bänkchen von hell- bis blaugrauem Mergelkalk sind überall häufig in die Gypsschiefer eingelagert. Hervorzuheben ist, daß die Gypse des Unteren Röths petrographisch, wie wohl auch genetisch, von den Gypsen der roten Mergel gänzlich verschieden sind.

Der Gyps liegt direkt auf dem Mittleren Buntsandstein, resp. Chirotheriumsandstein und seine Grenze gegen denselben ist absolut scharf. Von einem Übergang zwischen beiden oder einer Einlagerung in die Röthmergel ist nirgends die Rede, wo auch immer der Kontakt zwischen beiden Gliedern aufgeschlossen ist. Solche Aufschlüsse sind am Hausberg und der Sophienhöhe an vielen Stellen, bei Wogau (O. von Jena) und am Kugelberg, ferner bei Nebra an der Unstrut deutlich zu beobachten. Zahlreich sind ferner die Lokalitäten, wo der Kontakt zwar selbst nicht aufgeschlossen ist, jedoch Buntsandstein und Gyps so schnell aufeinander folgen, daß es ganz unnatürlich und willkürlich wäre, noch eine Zwischenlagerung von Mergeln anzunehmen, so z. B. am Jenzig, Groß-Löbichau, Rodigast, Bürgel (alle Orte östlich von Jena), Drackendorf, Bockedra (östlich von Rothenstein a. d. S.), Altenberga (SW. von Rothenstein), Engerda, südlich vom Dorf. Da an so weit auseinander liegenden Punkten

die direkte Überlagerung des Mittleren Buntsandsteins durch die Gypse nachgewiesen ist, so kann es sich wohl kaum um eine lokale Erscheinung handeln. Welche Schlüsse man aus dem beschriebenen Verhältnis des Gypses zum Mittleren Buntsandstein ziehen kann, kann erst am Schluß der gesamten Arbeit erörtert werden.

Über die Verbeitung und den Zusammenhang der einzelnen Gypsvorkommen seien noch folgende Bemerkungen gestattet. Man muß sich hüten, zu glauben, daß überall, wo keine Gypse zwischen Buntsandstein und Tenuiszone aufgeschlossen sind, dieselben auch wirklich fehlen. Zweifellos wechselt die Mächtigkeit der Gypse sehr schnell, aber andererseits entziehen sie sich bei schlechtem Aufschluß und geringer Mächtigkeit so leicht dem Auge und sind so sehr der Auswaschung ausgesetzt, daß man da, wo sie nicht sichtbar und aufgeschlossen sind, nicht ohne weiteres annehmen darf, daß sie überhaupt fehlten. An manchen Stellen, wie bei Göschwitz und Dienstädt, würde niemand Gypslager vermuten, wären sie nicht in Steinbrüchen aufgeschlossen. Ein schnelles Verschwinden des Gypses ist aber in vielen Fällen auf tektonische Störungen zurückzuführen.

Der Zusammenhang der verschiedenen Gypslager im Unstrutthal läßt sich nach Speyer nicht nachweisen. Dagegen bilden die Gypse bei Jena eine einheitliche Masse, deren Zusammengehörigkeit nicht nur durch die Lage, sondern auch die konstante Alabasterbank im obern Niveau der Gypse bewiesen wird. Vom Hausberg geht der Gyps zum Jenzig, erreicht bei Thalstein mit der untern Grenze die Saalau. Sein oberes Niveau ist östlich von Kunitz aufgeschlossen und am Fuß der Kunitzburg verschwindet er unter dem Spiegel der Saale.

Nach Osten zieht der Gyps längs der Chaussee nach Groß-Löbichau hin und verschwindet infolge einer deutlichen Schichtenstörung unter der Oberfläche am Fuße des Dorlberges, um östlich bei Rodigast wieder aufzutauchen und nach Osten bis über Bürgel hinaus, nach N.W. bis Jenalöbnitz, Graizschen und Golmsdorf fortzusetzen und mit dem Kunitzer Gyps wohl in Verbindung zu treten.

Von Jena nach Süden läßt sich der Gyps zur Sophienhöhe und nach Wöllnitz verfolgen. Zwischen beiden Lokalitäten senkt er sich bis fast in das Niveau der Straße. Südlich von Wöllnitz verschwindet er nach Lobeda zu unter dem Niveau der Saalau und kommt erst bei Drackendorf wieder zum Vorschein. Auch in diesem Falle ist das Untertauchen des Gypses unter die Saalau

nicht auf Auskeilen, sondern, wie an der allgemeinen Lage des Röths und Muschelkalk zu sehen ist, auf eine Senkung der Trias nach SW., nach Lobeda zu, zurückzuführen.

Isolierte Aufschlüsse von Gyps zwischen Drackendorf und Bürgel weisen wohl auf einen Zusammenhang auch nach dieser Richtung hin.

Auch auf das linke Saalufer erstreckt sich diese Gypsmasse und ist in der Krüger'schen Ziegelei in Jena aufgeschlossen. Ob die Gypse von Göschwitz und Bockedra mit der beschriebenen Masse zusammengehangen haben, ist nicht nachweisbar.

Eine zweite Gypslinse ist am Kugelberg entwickelt, wo sie auf der Seite nach Gumperda 15 m Mächtigkeit besitzt. Nach Süden nimmt sie schnell ab und hat bereits auf der Seite nach Eichenberg sich bis auf 4 m angekeilt. Ob die Gypsaufschlüsse bei Dienstädt und in dem Wasserriß zwischen Bibra und Gumperda und weiter nördlich bei Altenberga mit dem Gyps vom Kugelberg zusammenhängen, läßt sich nicht beweisen, ist aber auch ohne weiteres nicht unmöglich.

Direkt nördlich von Gumperda scheint der Gyps thatsächlich zu fehlen. Ist die Auflagerung der Mergel auf den Buntsandstein auch nicht direkt zu beobachten, so ist doch der Abstand zwischen beiden so gering, daß für Gypslager kein Platz mehr bleibt. Genau dasselbe gilt auch für die Gegend nördlich von Engerda, und auch von hier nach Osten scheint kein Gyps entwickelt zu sein. Südlich von Engerda finden wir dagegen eine etwa 4 m mächtige Gypslinse entwickelt.

### Die Zone der Beneckeia tenuis.

Die Zone der Beneckeia tenuis besteht vorwiegend aus graugrünen, grauen und gelben Mergelschiefern, welche bald sandiger und bald kalkiger und meist reich an Glimmerblättchen sind. In sie sind petrefaktenreiche Sandstein- und Dolomitbänke eingelagert, von denen einige trotz ihrer geringen Mächtigkeit doch eine große horizontale Ausdehnung besitzen, im ganzen Saale- und Unstrutgebiet sich finden und vermutlich auch weiterhin nach Norden sich fortsetzen. Diese Schichtenfolge der grünen Mergel und Dolomitbänke soll als Tenuiszone zusammengefaßt werden, obwohl bis jetzt nur in den unteren Bänken bis herauf zur Muschelbreccie die Beneckeia tenuis vorgekommen ist; denn in der Rhizocoralliumbank wurde bisher noch keine gefunden. Da jedoch keine Grenze nach unten hin gegen die tenuisführenden Bänke ge-

geben ist, dagegen die Grenze zwischen den grünen und roten Mergeln über der Rhizocoralliumbank sehr scharf gezogen werden kann und sich auch die Rhizocoralliumbank bezüglich ihres Petrefaktenreichtums an die unteren Bänke anschließt, so erscheint es geratener, die Rhizocoralliumbank und die sie umgebenden grünen Mergel mit den unteren Bänken als Tenuiszone zusammenzufassen. Vielleicht bildet sie den Übergang von den physikalischen Bildungsverhältnissen der grünen Mergel zu denen der roten, indem die Kochsalzpseudomorphosen, ferner Bänke von Knollengyps, Gypsschiefer mit Fasergyps, Mergeln und Quarziten, welche sonst den grünen Mergeln fehlen, wohl aber in den roten häufig sind, in den grünen Mergeln über und unter der Rhizocoralliumbank bereits ausgezeichnet entwickelt sind.

Folgende Horizonte, welche durch Sandstein- und Dolomitbänke gebildet werden, lassen sich in der Tenuiszone verfolgen. Sie werden im allgemeinen durch graugrüne Mergel, oft mit mehr oder weniger zahlreichen Einlagerungen dünner Bänkchen getrennt, die hier nicht besonders aufgeführt werden sollen.

Von oben nach unten:

VIII. Horizont *h*. Rhizocoralliumbank.

Graue Dolomite, rein oder sandig, z. T. quarzitisch mit Rhizocorallium jenense, Myophoria costata, Gervillia jenensis nov. sp., costata, Modiola triquetra, Cucullaea nuculiformis, Monotis Albertii. Lingula tenuissima, Knochenstücke, Fischschuppen.

VII. Horizont *g*. Obere rote Sandsteinschiefer.

Rote Sandsteine und Mergel mit Wellenfurchen, Kochsalzpseudomorphosen; petrefaktenleer.

VI. Horizont *f*. Muschelbreccie Wagner's (= Zenker's Conchlyienbreccie; Wagner's Gelber Dolomit von Kunitz).

Oben gypshaltige oder gypsfreie oolithische Muschelbreccie. Unten graue und gelbe, zuweilen oolithische Dolomite.

Beneckeia tenuis (selten); Myophoria costata, ovata, orbicularis. Gervilla jenensis, mytiloides, costata. Myoconcha Goldfussi, Römeri, gastrochaena. Pholodomya musculoides. Monotis Albertii. Natica. Lingula tenuissima. Knochenstücke.

V. Horizont *e*. Untere rote Sandsteinschiefer.

Rote Sandsteine und Mergel mit Wellenfurchen und Trockenrissen, petrefaktenleer.

IV. Horizont *d*.

Petrographisch sehr verschieden. Gelbe quarzitische Sandsteine im nördlichen Saalthal, graue und gelbe Dolomite und Oolithe im südlichen. Fehlt im Unstrutthal. Trockenrisse, Wellenfurchen, Kriechspuren. Myophoria costata. Gervillia mytiloides, jenensis, costata. Myoconcha Goldfussi. Monotis Albertii. Lingula tenuissima.

III. Horizont *c*. Sauriersandstein (Zenker).

Mürbe und quarzitische, graue Sandsteine im Saalthal, thonig-sandige Dolomite an der Unstrut. Myophoria costata. Gervillia jenensis, mytiloides. Myophoria pholadomyoides nov. sp. Natica. Lingula tenuissima. Pleuromya musculoides. Knochenstücke (Wirbel), Fischschuppen.

II. Horizont *b*. Tenuisbank.

Graue harte krystallinische Dolomite, ausgezeichnet durch ihren Reichtum an Beneckeia tenuis; ferner Gervillia jenensis. Myophoria costata, cfr. elongata, z. T. Stromatoporoideenfacies.

I. Horizont *a*.

Mehrere, mehr oder weniger konstante Dolomitbänke, mit Petrefakten der Tenuisbank, jedoch spärlich und schlecht erhalten. Beneckeia tenuis (1 Expl.). Gervillia jenensis. Myophoria costata, cfr. elongata. Knochenstücke, Fischschuppen.

Mit Ausnahme von Horizont *a* und *d*, welche nur im Saalethal entwickelt sind, kommen die übrigen im ganzen untersuchten Gebiet vor. Bezüglich der Ausbildungsweise einzelner Bänke sei noch bemerkt, daß sich in den Horizonten *c* und *d* im Saalethal eine nördliche Ausbildungsweise in der Umgebung von Jena und eine südliche im Westen und Süden von Kahla unterscheiden läßt.

Nachfolgende 8 Profile, welche von den verschiedensten Lokalitäten des untersuchten Gebietes stammen, sollen ein Bild von der gleichmäßigen Entwickelung der aufgezählten Horizonte geben. Die Zahl der vollständigen Profile könnte leicht verdoppelt werden, doch würden sie nur dieselben Verhältnisse mit geringfügigen Differenzen zeigen, und dürften schon die mitgeteilten Profile genügen, um die gleichmäßige Ausbildung des Unteren Röth und seiner Horizonte zu beweisen.

Wir kommen nun zur Besprechung der einzelnen Horizonte der Tenuiszone.

## I. Horizont *a*.

Er besteht aus grünen Mergeln und einzelnen Dolomitbänken. Die Grenze zwischen dem Gyps und den untersten Mergeln der Tenuiszone ist meist nicht deutlich aufgeschlossen.

Bei Engerda, in einem Gypsbruch südlich vom Dorf, beginnen die Mergel sehr scharf über der obersten Gypsbank, schließen aber im unteren Niveau noch einige Gypsschieferbänke nebst Fasergyps ein. Ähnliche Verhältnisse zeigen sich in einem Wasserriß nördlich von der Straße Bibra-Gumperda, wo über der oberen Grenze des Gypses in die Mergel noch einmal eine 10 cm mächtige Bank porphyrischer Gypsschiefer eingelagert ist. An andern Stellen, wie bei Löberschütz, fehlen derartige Einlagerungen.

Die mittlere Mächtigkeit der Mergel bis zur Tenuisbank beträgt 3—5 m; nur südlich von Engerda weicht ihre Mächtigkeit bedeutend von der Durchschnittszahl ab, indem sie hier gegen 10,00 m beträgt. Ganz genau läßt sich hier der Abstand der Tenuisbank vom Gyps nicht messen. Nördlich von Gumperda, wo der Gyps fehlt, sind die Mergel nur in 3 m Mächtigkeit aufgeschlossen und dürften auch kaum bedeutend mächtiger sein.

Was die petrographische Beschaffenheit der Mergel betrifft, so sind sie, wie im ganzen Untern Röth, graugrün gefärbt. Sie sind oft mehr sandig, oft mehr kalkig und dann härter und gelb. Letztere bilden regelmäßig durch Kalkzunahme den Übergang in die Dolomitbänke.

Interessant dürfte die Mitteilung sein, daß sich am Fuß des Dorlberges (östlich von Großlöbichau) in dem Mergel unter der Tenuisbank deutliche Abdrücke von Myophoria costata gefunden haben.

In diese Mergel nun sind an manchen Lokalitäten, so besonders im Süden, einzelne Dolomitbänke eingelagert. Dort finden wir 2 Bänke, welche als Bank $\alpha$ und $\beta$ unterschieden werden sollen.

Bank $\alpha$. Sie besteht aus einem grauen, sandigen, bald mehr krystallinischen, bald mehr thonigen Dolomit und ist im Süden von Engerda bis herauf nach Drackendorf entwickelt. Ihr Abstand vom Gyps beträgt bei Engerda 7,50 m, am Kugelberg und bei Drackendorf gegen 3 m. Sie ist ferner noch bei Heilingen, Dienstädt, Gumperda und Altenberga nachgewiesen worden, fehlt also

in keinem der Aufschlüsse zwischen Engerda und Drackendorf. Die Mächtigkeit der Bank schwankt zwischen 0,08 und 0,18 m und beträgt gewöhnlich 10—15 cm. Von Fossilien enthält sie häufig, aber schlecht erhalten Myophoria costata und große Gervillien, ferner Knochenstücke und Fischschuppen. Wichtig ist es, daß Beneckeia tenuis bei Eichenberg am Kugelberg in einem Exemplar gefunden wurde, wodurch das Vorkommen dieses Ammoniten in diesem tiefen Niveau bewiesen wird.

Überall ist die Bank mit zahlreichen runden, $^1/_2$—1 cm großen Löchern erfüllt, welche mit radial angeordneten Kryställchen, wohl von Dolomit, erfüllt sind. Am Kugelberg und bei Gumperda stecken in diesen Löchern grüngelbe und rote Gypsknoten, deren Rand gegen den Dolomit bald scharf abgegrenzt, bald radial ausgefasert ist. Diese Gypsknoten erinnern lebhaft an die sogenannten „Sterngypse“ von Eisleben aus dem Zechsteingyps und dürften analoge Bildungen sein. Jedenfalls ist das Vorkommen solcher Sterngypse in Dolomit auffallend und dürfte bisher noch von nirgends beschrieben sein. Gewöhnlich ist der Gyps ausgelaugt, die beschriebenen Löcher bleiben zurück und Kryställchen scheiden sich in ihnen aus. Besonders die Randpartien der Bank, welche oft von völlig durchlöcherten Deckplatten eingefaßt werden, sind mit solchen Sterngypsen erfüllt. Auch in der Tenuisbank werden wir sie ausgezeichnet entwickelt finden.

Bank $\beta$. Nur an zwei Punkten, bei Engerda und Gumperda, liegt zwischen der Bank $\alpha$ und der Tenuisbank noch eine zweite Dolomitbank. Bei Gumperda ist dieselbe 40 cm mächtig und bildet eine kompakte, gelbe, harte Bank, welche sich von der Tenuisbank petrographisch durch ihre mehr thonige und weniger krystallinische Beschaffenheit unterscheidet. Sie wird von hellgelblichen festen Mergelbänken eingefaßt, welche den Übergang zu den gewöhnlichen grünen Mergeln bilden.

Myophoria costata, Gervillia jenensis und Myophoria cfr. elongata sind in ihr nicht selten, doch ist die Petrefaktenmenge lange nicht so groß als in der Tenuisbank. Beneckeia tenuis wurde in ihr noch nicht gefunden. Ihr Abstand von der Tenuisbank beträgt 60 cm.

Bei Engerda ist gleichfalls eine Bank von 0,28 m Mächtigkeit zwischen der Tenuisbank und Bank $\alpha$ eingeschoben, 1,40 m unter der ersteren, 1,30 m über der letzteren. Sie besteht aus einem mittleren harten, krystallinischen Teil, welcher von weichen thonigsandigen, dünnplattigen Dolomitbänkchen eingefaßt wird. Sie ist reich

an Gypsknotenlöchern und enthält Myophoria costata, cfr. elongata, Gervillia jenensis nov. sp. Beneckeia tenuis wurde gleichfalls noch nicht gefunden.

Beide Bänke $\beta$ sind durch die Führung von Myophoria cfr. elongata von $\alpha$ unterschieden und der Tenuisbank genähert; ob sie aber eine zusammenhängende Bank bilden, ist zweifelhaft. Denn in den Aufschlüssen zwischen Gumperda und Engerda fehlt jede Einlagerung zwischen $\alpha$ und der Tenuisbank; nur bei Heilingen finden sich graue, mürbe Sandsteinschiefer von graubrauner Farbe mit zahlreichen Abdrücken von Myophoria costata. Ob diese ein Äquivalent von $\beta$ sind, muß dahingestellt bleiben. Das schnelle Auskeilen der Bank $\beta$ bei Gumperda nach dem Kugelberg ist auffallend. Auch westlich in dem Wasserriß zwischen Bibra und Gumperda fehlt sie bereits und ebenso nördlich bei Altenberga. Ein ähnliches schnelles Verschwinden einer mächtigen Bank werden wir an derselben Stelle auch im Horizont *d* finden.

Anders als im Süden sind die Verhältnisse im Horizont *a* in der Umgebung von Jena. Weder bei Wöllnitz, noch in der Krüger'schen Ziegelei findet sich in den Mergeln unter der Tenuisbank noch eine Dolomitbank eingelagert, und dasselbe dürfte wohl auch für den Hausberg und den Jenzig gelten, wenn hier auch keine Aufschlüsse über diese Region vorliegen. Bei Großlöbichau am Dorlberg fehlt gleichfalls jede Einlagerung. Dagegen liegt bei Löberschütz etwa 1,30 m unter der Tenuisbank und 2,00 m über dem Gyps eine blaugraue, harte, krystallinische Dolomitbank (10 cm), welche von einem grauen sandigen Bänkchen voller Gypslöcher bedeckt wird. Sie enthält Myophoria costata. Ein 2 bis 3 cm mächtiges sandiges Dolomitbänkchen mit Gypsknotenlöchern, welches bei Jenalöbnitz in gleichem Abstand von der Tenuisbank liegt, dürfte wohl der Rest der Bank von Löberschütz sein. Östlich von Graizschen liegt unter der Tenuisbank ein System von sandigen, bräunlichgelben Dolomitbänkchen (10 cm), während bei Bürgel wiederum Einlagerungen zu fehlen scheinen. Auch im Unstrutthal ist die Tenuisbank die erste Dolomitbank, welche über dem Gyps liegt, und der Horizont *a* ist nur als Mergel entwickelt, wenigstens in dem Gypsbruch bei Prettiz, dem einzigen Aufschluß des Horizonts *a*, der in jener Gegend von mir aufgefunden wurde.

## II. Horizont *b*. Tenuisbank.

Der erste in dem ganzen untersuchten Gebiet entwickelte

Horizont ist die Tenuisbank, vielleicht die interessanteste und petrefaktenreichste Bank der Tenuiszone. Sie ist an so zahlreichen Punkten, sowohl im Saalethal als an der Unstrut aufgeschlossen und petrographisch, wie paläontologisch so gut charakterisiert, daß an einem Zusammenhang der verschiedenen Aufschlüsse gar nicht gezweifelt werden kann, zumal sie in dem Schichtenverbande stets dieselbe Lage hat. An allen Lokalitäten, wo überhaupt Aufschlüsse vorhanden sind, hat sie sich gefunden, so im Unstrutthal in dem Katzelbruch bei Nebra und dem Gypsbruch bei Prettiz; ferner in zahlreichen Blöcken auf den Feldern nördlich von Kirchscheidungen. Die von SPEYER auf dem Blatt Querfurt eingezeichneten Dolomite, welche von mir nicht untersucht worden sind, gehören z. T. wohl ebenfalls zur Tenuisbank.

In dem Saalethal finden wir sie in der Krüger'schen Ziegelei in Jena in vorzüglichen Aufschlüssen und ebenso bei Kunitz, östlich von dem Dorf, ferner bei Großlöbichau, Jenalöbnitz, Löberschütz, Graitschen, Rodigast, Bürgel. Nach Süden zu läßt sie sich über Wöllnitz, Drackendorf, Altenberga nach Gumperda und dem Kugelberg verfolgen, ist namentlich bei Heilingen mächtig entwickelt und bei Engerda mehrfach vorzüglich aufgeschlossen. Nicht anstehend, aber durch zahlreiche Blöcke unzweifelhaft nachgewiesen ist die Tenuisbank bei Thalstein, am Jenzig, Hausberg, bei Göschwitz, Bockedra und Kochberg. Auch in diesen Fällen beweist die Lage der Blöcke, daß die Bank in dem Schichtenverbande dieselbe Lage hat, wie in den gut aufgeschlossenen Profilen.

Die Mächtigkeit der Bank wechselt ungemein. Während sie in dem Katzelbruch bei Nebra 1,80 m beträgt und aus mehreren mächtigen Bänken besteht, hat sie einige Kilometer nordwestlich nur noch eine Mächtigkeit von 0,17 m. In der nächsten Umgebung von Jena beträgt sie 0,15—0,40 m, nördlich von Gumperda 0,60 m, am Kugelberg 0,15—0,20 m, bei Heilingen 0,50 und bei Engerda nur noch 0,15 m. Irgend welche Gesetzmäßigkeit in der Zu- und Abnahme der Mächtigkeit läßt sich nicht erkennen.

Bezüglich der Ausbildungsweise ist zu bemerken, daß in weitaus den meisten Lokalitäten die Bank in der Molluskenfacies entwickelt ist, d. h. Beneckeia tenuis und Zweischaler in großer Menge enthält. Bei Drackendorf und Altenberga kommt jedoch neben dieser Molluskenfacies auch eine Stromatoporoideenfacies vor.

Die Molluskenfacies. Wo die Tenuisbank in der Molluskenfacies ausgebildet ist, hat sie eine ziemlich gleichmäßige petro-

graphische Beschaffenheit. Zwar erscheinen manche Varietäten, namentlich die grauen und gelben Dolomite, auf den ersten Blick recht verschieden zu sein, doch sind sie durch Übergänge verbunden und die Unterschiede nur auf verschiedenartige Verwitterung zurückzuführen.

An den meisten Punkten des Saalethals ist der Dolomit grau, krystallinisch und hart mit splittrigem Bruch. Er ist reich an Petrefakten, deren Schalen jedoch meist resorbiert sind. Wo diese dicht zusammengelegen haben, ist das Gestein dann löcherig und porös. Der Dolomit leistet an verschiedenen Lokalitäten der Verwitterung verschiedenen Widerstand. Während er an vielen Stellen grau und frisch bleibt, nimmt er an anderen Lokalitäten, vielleicht infolge eines größeren Eisengehaltes, eine gelbe bis gelbbraune Farbe an. Er wird zuerst gelb und braungefleckt und mit vorschreitender Verwitterung immer stärker verfärbt. Da die petrefaktenreichsten Dolomite infolge ihrer löcherigen Beschaffenheit der Zersetzung am meisten ausgesetzt sind, so findet man gerade die fossilreichsten Blöcke gewöhnlich am stärksten zersetzt, und oft ist die Gesteinsmasse um die Steinkerne herum und diese selbst zu einer braunen erdigen Masse zersetzt. Wohl ebenfalls nur durch Verwitterung gelb gefärbt ist die Bank bei Kunitz, welche ausserdem dadurch ausgezeichnet ist, daß in ihr die Petrefakten mit Schalen erhalten sind, wie auch bei Gumperda, Heilingen und Graizschen. Bei Heilingen ist die Tenuisbank sehr mächtig entwickelt und in die Augen fallend. Ihr unterer Teil — 35 cm — besitzt hier dieselbe Beschaffenheit wie bei Kunitz etc., der obere — 15 cm — dagegen besteht aus mehreren plattigen Bänken eines gelben, sandig verwitternden, petrefaktenreichen Dolomits.

In der Krüger'schen Ziegelei in Jena besteht der untere Teil — 20 cm — aus mehreren hellgelblichen bis grauen, thonigen Bänken à 2—5 cm, die nach ihrer Mitte zu hart und krystallinisch werden. Die Schichtflächen der Bänkchen sind mit undeutlichen Abdrücken von Zweischalern bedeckt. Die oberste, 7 cm mächtige Bank ist dagegen wie gewöhnlich ganz krystallinisch mit splittrigem Bruch.

Ebenso wie die Bänke unter der Tenuisbank ist diese selbst reich an Sterngypsen, welche jedoch meist angelaugt sind. Nur bei Wöllnitz sind sie noch erhalten. Wo sie massenhaft vorkommen, wie bei Wöllnitz, Jenzig, Hausberg, Großlöbichau, Jenalöbnitz, *Löberschütz*, sind gut erhaltene Petrefakten seltener als sonst. Im

allgemeinen ist die Bank um so petrefaktenreicher, je geringer die Zahl der Sterngypse ist. Sie liegen in der Grundmasse des Gesteins, ebenso wie in den Steinkernen, kommen sogar in der Gegend des Sipho der Beneckeia vor, so daß es den Anschein hat, als seien sie im Sipho auskrystallisiert und hätten ihn auseinandergesprengt. Sollten sie durch Konkretion in der noch weichen Gesteinmasse entstanden sein? Gänzlich fehlen sie nur selten. Nur die völlig krystallinischen Dolomite, wie sie an einigen Punkten, wie z. B. bei Bürgel und vor allem bei Nebra, entwickelt sind, scheinen von ihnen frei zu sein. An letzterer Lokalität ist die Bank unverhältnismäßig mächtig, 1,80 m. Sie besteht aus einem blaßbläulichen krystallinischen Dolomit von ungemeiner Härte und splittrigem Bruch und zerfällt in mehrere Bänke, welche durch weniger krystallinische thonige, äußerst petrefaktenreiche Schichten getrennt werden. Manche Lagen sind porös und zellig, mit einer gelben erdigen Masse erfüllt.

Einen Übergang aus dem blaugrauen Dolomit von Nebra in den grauen des Saalethals bildet der bei Prettiz, welcher teils blaugrau und zellig, teils wie im Saalethal grau und dicht ist. Nicht zu unterscheiden von dem Tenuisdolomit des Saalethals ist ferner der Dolomit auf den Feldern nördlich von Kirchscheidungen. Betrachtet man ferner die gleiche Petrefaktenführung, die gleiche Lage im Schichtenverband, so kann an der Identität der Tenuisdolomite im Saalethal und an der Unstrut nicht gezweifelt werden.

An dieser Stelle sei eine Berichtigung des Profils gestattet, welches Speyer in den Erläuterungen zur geologischen Spezialkarte, Blatt Bibra vom Katzelbruch giebt. Zwischen seinen „geschichteten Dolomiten" und dem ungeschichteten Dolomit (= Tenuisbank) liegen noch 1,40 m graugrüner Mergel. Die „geschichteten Dolomite" gehören also nicht zur Tenuisbank, sondern entsprechen, wie weiter unten ausgeführt werden soll, wahrscheinlich dem Sauriersandstein des Saalethals.

Nicht weniger als durch den petrographischen Habitus wird die Tenuisbank durch ihre Petrefakten als einheitliche Bank charakterisiert.

Beneckeia tenuis v. Seeb. Sie ist das wichtigste und interessanteste Petrefakt, welches auch der Bank den Namen gegeben hat. Dieser bisher für so selten gehaltene Ammonit hat sich in dieser Bank in dem ganzen Saalethal und an der Unstrut in überraschender Menge gefunden. Besonders reich ist die Bank in dem Aufschluß östlich von Kunitz, von wo Herr Wagner die ersten Beneckeien aus der Umgebnng von Jena beschrieben hat und

welche Lokalität auch fernerhin zahlreiche Exemplare geliefert hat. Bei weitem am reichsten ist aber die Tenuisbank bei Drackendorf. Sie ist hier 20—40 cm mächtig und bildet südöstlich vom Dorf den Rand eines vorspringenden Plateaus, welches von dem Unteren Röth bis zur Tenuisbank herauf gebildet wird. Letztere nun ist äußerst petrefaktenreich, doch sind, wie schon oben beschrieben, gerade die petrefaktenreichsten Blöcke am stärksten zersetzt und die Petrefakten daher schlecht erhalten. Trotzdem ist es gelungen, eine größere Anzahl gut erhaltener Beneckeien zu sammeln. Ein Handstück allein zeigt z. B. nicht weniger als 5 Exemplare, von denen zwei fast vollständig erhalten sind. Wie reich diese Lokalität ist, mag man aus der Bemerkung entnehmen, daß ich einmal bei einem flüchtigen Besuch in einer halben Stunde ein Dutzend dieser Ammoniten sammeln konnte.

In zahlreichen Exemplaren hat sich die Beneckeia ferner am Kugelberg nach Eichenberg zu, in dem Wasserriß nördlich von Gumperda, bei Altenberga, Göschwitz, Engerda, in der Krüger'schen Ziegelei, bei Großlöbichau am Dorlberg, bei Löberschütz und Graitschen gefunden, und das Seebach'sche Exemplar stammt von Kochberg, westlich von Engerda, aus derselben Bank jedenfalls. Im Unstrutthal ist das Vorkommen von Beneckeia im Katzelbruch bereits von Speyer festgestellt worden.

G e r v i l l i a j e n e n s i s n o v. s p. Sie ist ein ungemein wichtiges Petrefakt der Tenuisbank und wurde bisher mit der socialis identifiziert, unterscheidet sich jedoch von ihr durch eine größere Zahl von Bandgruben, 8 gegenüber 5—6 bei G. socialis. Überall findet sie sich in der Tenuisbank in großer Menge und guter Erhaltung und bedeckt oft dicht nebeneinander liegend die Schichtflächen. Der Steinbruch bei Nebra, die Dolomite bei Kirchscheidungen, in der Umgebung von Jena, Drackendorf, Bockedra, Gumperda, Kugelberg etc. sind ausgezeichnete Fundpunkte dieser häufigen Muschel. Erreicht die Gervillia jenensis auch hier ihre größte Individuenzahl, so fehlt sie doch auch in den höheren Horizonten nirgends bis herauf zur Rhizocoralliumbank.

M y o p h o r i a cfr. e l o n g a t a Giebel s p. Sie wurde bisher mit M y o p h o r i a e l o n g a t a aus dem Schaumkalk identifiziert, dürfte jedoch eine andere Spezies sein, welche sich durch starke konzentrische Streifung von jener unterscheidet. Sie ist an vielen Stellen ebenso häufig als die Gervillia jenensis und steht mit ihr in einem gewissen Wechselverhältnis bezüglich der Individuenzahl

an einer und derselben Lokalität. Hauptfundpunkte für sie sind Kunitz, Graitschen, Drackendorf, Gumperda, Kugelberg, Heilingen, Engerda. Sie ist für die Tenuisbank recht charakteristisch und kommt unter und über ihr nur vereinzelt vor, jedenfalls nie in solcher Menge.

Myophoria costata ZENKER (= M. fallax v. SEEB.) ist, wie im ganzen Unteren Röth, in außerordentlich großer Anzahl überall vorhanden.

Myophoria laevigata v. ALB. und orbicularis BRONN. werden von SPEYER aus dem Tenuisdolomit des Katzelbruchs erwähnt.

Monotis Albertii GLDF. nach SPEYER im Katzelbruch.

Pecten cfr. tenuistriatus aus Kunitz und Graitschen.

Myoconcha gastrochaena DUNK. sp. nicht selten.

Myoconcha Römeri ECK. nicht selten.

Gervillia costata QUEN. 1 Exemplar bei Löberschütz gefunden.

Natica Gaillardoti LEFROY und gregaria v. SCHAUR. im Katzelbruch häufig. Im Saalethal wurde nur eine Natica bei Drackendorf gefunden.

Lingula tenuissima BRONN. 1 Expl.

Discina discoides SCHLOTH. sp.

Knochenstücke sind an vielen Punkten häufig, z. T. lange Stücke von Rippen, Bein- oder Armknochen, doch stets ganz fragmentarisch.

Fischschuppen: fast überall verbreitet.

An zwei Lokalitäten ist die Tenuisbank in der Stromatoporoideenfacies entwickelt. Herr Professor KALKOWSKY entdeckte dieselbe zum ersten Male bei Drackendorf, und bald darauf wurde sie in noch bedeutenderer Entwickelung bei Altenberga gefunden. Bei Drackendorf liegt sie östlich von der Straße, welche von der Haltestelle Neue Schenke nach dem Dorf führt, an dem südlichen Rand des beschriebenen Plateaus. Bei Altenberga befindet sie sich auf dem Plateau südöstlich nach Greuda zu. An beiden Punkten ist sie nur durch zahlreiche Blöcke aufgeschlossen, die aber fraglos zu der ganz in der Nähe befindlichen, in der Molluskenfacies entwickelten Tenuisbank gehören.

Das Äußere dieser Blöcke ist folgendes: Sie bestehen aus grauem Dolomit. Auf dem angewitterten Querbruch sieht man nach oben gewölbte, 2—5 cm lange, $^{1}/_{2}$—1 mm dicke Lagen oder Blätter in großer Zahl und sehr dicht aneinander liegend. Wo

diese Lagen aneinander stoßen, biegen sie meist nach abwärts und verbinden sich mit denen des Nachbarbogens und den darüber und darunter liegenden. So entstehen mehr oder weniger kompakte Zwischenwände, welche namentlich bei starker Verwitterung deutlich hervortreten. In vielen Fällen verschwinden aber diese Querwände, besonders in den oberen Teilen der Bank, die Streifen setzen sich ununterbrochen fort, und es entsteht eine zusammenhängende Decke mit welligen, konzentrischen Lagen, welche kontinuierlich fortlaufen. Wie man auf der Oberfläche deutlich sehen kann, setzen diese Lagen ovale Buckel, welche 2—3 cm breit, 4—5 cm lang sind, zusammen, nicht etwa langgestreckte Wellen, nach Art der Wellenfurchen in Sandsteinen. Die Buckel bedecken dicht aneinander liegend die Oberfläche der Stücke, und wenn sie angewittert sind, kann man ihren Aufbau aus den konzentrisch schaligen Blättern ausgezeichnet erkennen.

Die Art der Verwitterung ist sehr charakteristisch. Sie beginnt damit, daß kleine Löcher, etwa von dem Durchmesser einer Nadelspitze, entstehen, und zwar stets zwischen je zwei Lagen. Auf diese Weise wittern allmählich Querbälkchen heraus, welche $^1/_2$—$1^1/_2$ mm voneinander entfernt stehen. Dieses Herauswittern von Querbalken ist für die Blöcke der „Stromatoporoideenfacies" ungemein charakteristisch und dürfte auf ursprünglich vorhandene Querbälkchen hinweisen. Daß organische Bildungen vorliegen, kann keinem, der die Stücke gesehen hat, zweifelhaft sein. An anorganische Entstehung, etwa Sinterbildungen, darf man nicht denken. Sie erinnern an die „Lithothamnien ähnlichen" Gebilde ... des Zechsteins, welche Liebe beschrieben hat (Erläuterungen z. geol. Spezialkarte, Blatt Ziegenrück, S. 13).

Auch mit dem sogenannten Chaetetes poriformis. Qu. aus dem Malm ε kann man vorliegende Stücke vergleichen, jedoch ist derselbe mehr grob radialstrahlig. Am meisten ähneln sie den Stromatoporen aus den Eifler Kalken, und in der That dürften Skelette Stromatoporen-ähnlicher Tierkolonien vorliegen. Gewiß ist es besonders bemerkenswert, daß in dieser „Stromatoporoideenfacies" niemals Fossilien irgend welcher Art, wie Zweischaler oder Ammoniten, gefunden werden; ebenso fehlt jede Spur von den sonst so gewöhnlichen radialstrahligen Löchern, welche auf ausgelaugte Sterngypse zurückzuführen sind, eine Erscheinung, welche durch die Annahme, die Bank sei an diesen Stellen durch riffbauende Tierkolonien gebildet, gewiß befriedigend

erklärt wird. Die Bezeichnung „Stromatoporoideenfacies" dürfte daher am Platz sein.

Freilich finden wir weder im Dünnschliff noch auf der angeschliffenen Querfläche irgend welche Spur von Querbälkchen; doch beweist dieser Umstand gar nichts; denn selbst zweifellose Stromatoporen der Eifler Kalke zeigen oft im Dünnschliff keine Querbälkchen, sondern erst auf der angewitterten Fläche.

Die Mergel zwischen den Horizonten *b* und *c*.

Über der Tenuisbank folgen wiederum bis zum Sauriersandstein graugrüne, meist sandige Mergel von wechselnder Mächtigkeit. Im Unstrutthale bei Nebra beträgt die Mächtigkeit dieser Zone 1,40 m, bei Prettiz 1,70. In der Krüger'schen Ziegelei bei Jena beträgt sie 2,89 m und enthält im obern Niveau ein hellgraues thoniges Bänkchen mit Wellenfurchen. Bei Gumperda und am Kugelberg sinkt ihre Mächtigkeit auf 60—95 cm herab und erreicht bei Engerda wiederum 2,40 m.

An verschiedenen Lokalitäten kommen mannigfache Einlagerungen von Dolomitbänkchen vor. Bei Wöllnitz liegen über der Tenuisbank graue Mergel (1,20 m) mit zahlreichen sandigen, gypshaltigen Dolomitbänkchen (1—2 cm mächtig), welche reich an Gypsknoten sind. Eine derselben ist mit der Brut von Myophoria costata bedeckt. Ein graubrauner, dünngeschichteter, krystallinischer Dolomit von 3—8 cm Mächtigkeit folgt darüber, scheint aber nur ganz lokal entwickelt zu sein und sich bald auszukeilen.

Bei Jenalöbnitz und Löberschütz liegt etwa 1 m unter dem Sauriersandstein ein graues thoniges Dolomitbänkchen von 6—8 cm Mächtigkeit, welches reich an Knochenstücken, Zähnen und Fischschuppen ist. Auch Lingula ist in 1 Exemplar bei Löberschütz gefunden worden.

Bei Bürgel liegt an der Straße nach Hohndorf ebenfalls etwa 1 m unter dem Sauriersandstein ein 15—20 cm mächtiges System von gelbigen thonigen Dolomitbänkchen mit undeutlichen Abdrücken von Myophoria costata, Gervillien und Lingula. Vielleicht ist es die direkte Fortsetzung der vorigen Bank. Von irgend welchem allgemeineren Interesse ist aber weder sie noch die anderen zwischen Tenuisbank und Sauriersandstein vorhandenen Einlagerungen.

III. Horizont *c*. Sauriersandstein Zenker's.

Zenker beschreibt in seinem „Historisch-topogra-

phischen Taschenbuch für Jena" (S. 205) einen „feinkörnigen, glimmerreichen, festen, chlorithaltigen, daher schmutzig-grünlichen Sandstein," in welchem er viele Saurierknochen fand, die er in den „Beiträgen zur Naturgeschichte der Urwelt" beschrieben hat. Außerdem erwähnt er aus diesen Sandsteinen Abdrücke von Myophoria costata und Mytilus arenarius — so nannte er jedenfalls die länglichen Abdrücke, die wohl auf Gervillien zurückzuführen sind — nebst undeutlichen Abdrücken von Vegetabilien. Seine Beschreibung paßt ausgezeichnet auf die Sandsteinschichten des Unteren Röths, zu welchen wir jetzt gelangt sind. ZENKER, der seinen Sauriersandstein nur am Jenzig gefunden hat, verlegt ihn unter das Niveau des Rhizocoralliumdolomits. Nun kommen aber nirgends über der Rhizocoralliumbank solche Sandsteine vor, sondern nur quarzitische Sandsteinbänkchen von ganz anderem Habitus und darüber die roten Mergel und Quarzite des mittleren Röths. Es dürfte daher kaum zweifelhaft sein, daß ZENKER's Sauriersandstein mit dem jetzt zu beschreibenden Sandsteinhorizont identisch ist und irrtümlicherweise über den Rhizocoralliumdolomit verlegt worden ist. In den Erläuterungen zum Blatt Jena (S. 9) beschreibt auch SCHMID diese Sandsteine und fügt hinzu, daß sie sich in der Dolomitzone befinden und ZENKER in ihnen die wohl erhaltenen Reste von Nothosaurus fand.

Der Sauriersandstein ist in der Umgebung Jenas in folgender Weise ausgebildet. Zu unterst besteht er aus mürben grau bis schmutzig-graugrün und braun gefärbte Sandsteinbänkchen, welche dünngeschichtet und mittel- bis feinkörnig sind. Sie sind ungemein reich an weißen Glimmerblättchen, und auf den Schichtflächen, welche mit dünnen grünen Mergelhäutchen bedeckt sind, liegen massenhaft Abdrücke von Myophoria costata und undeutliche Zweischaler. Knochenreste sind nicht selten. Trockenrisse und Wellenfurchen sind häufig und charakterisieren die Ablagerung als Strandgebilde. Die dünnen Schichten schmiegen sich der welligen Oberfläche an, doch ist auch diskordante Struktur innerhalb der Bänkchen nicht selten. An manchen Lokalitäten beginnt der Sauriersandstein auch mit einer quarzitischen Bank. Die Mächtigkeit des unteren Teiles beträgt 25—30 cm.

Über den mürben Sandsteinbänkchen folgen gewöhnlich harte, hellgraue, wohl karbonathaltige Sandsteine, welche gleichfalls reich an Muschelabdrücken sind und meist durch eine quarzitische

blaugraue Bank mit splitterigem Bruch abgeschlossen werden. Die Mächtigkeit dieses Teiles schwankt zwischen 10 und 40 cm.

Als Beispiel der komplizierten Gliederung, die der Sauriersandstein haben kann, sei das Profil von Großlöbichau (Wasserriss rechts von der Straße nach Jenalöbnitz) angeführt. Das Profil geht von oben nach unten:

| | |
|---|---|
| 0,10 m | sehr harte, hell und dunkelgrau geschichtete, splitterig brechende, dolomitische Quarzitbank. |
| 0,25 „ | bräunliche bis schmutzig-grüne, dünngeschichtete Sandsteinbänkchen, à 2—4 cm, glimmerreich, gypshaltig und dann hart, mit Zwischenlagen mürber Sandsteinbänkchen. Abdrücke von Myophoria costata, Knochenreste (Wirbel), Trockenrisse. |
| 0,10 „ | dunkelblaugraue, harte Dolomitbank. |
| 0,09 „ | Graue, harte, thonige Bank. |
| 0,54 m. | |

Von Petrefakten kommen, wie schon erwähnt, besonders Myophoria costata, in zahllosen Abdrücken vor.

Myophoria pholadomyoides nov. sp. Ist mit der costata verwandt, unterscheidet sich jedoch scharf von ihr durch das auffallend breite, flache Schildchen. Sie wurde in den obersten harten, dolomitischen Quarzitbänken des Sauriersandsteins bei Drackendorf in großer Menge gefunden. Wie viele von den radial gerippten, schlecht erhaltenen Muschelabdrücken an den übrigen Lokalitäten zu dieser oder zur costata gehören, läßt sich nicht entscheiden.

Gervillia mytiloides v. Schloth. sp.: aus Jenalöbnitz, Drackendorf.

Gervillia jenensis nov. sp.: Drackendorf und a. O.

Natica (?): mehrere Exemplare aus Drackendorf.

Knochenstücke und Schuppen, wie sie Zenker beschrieben hat, kommen häufig vor, sind jedoch von geringem Wert. Aus Großlöbichau stammt ein gut erhaltener, platt gedrückter Saurierwirbel. Auch am Hausberg haben sich zahlreiche Knochenstücke gefunden.

In der beschriebenen Ausbildungsweise findet sich der Sauriersandstein im ganzen nördlichen Saalethal in der Umgebung von Jena, von Drackendorf und Göschwitz bis herab nach Kunitz, und nach Nordosten bei Großlöbichau, Jenalöbnitz, Löberschütz etc. bis nach Bürgel hin in zahlreichen vorzüglichen Aufschlüssen.

Eine etwas andere Ausbildung zeigt der Sauriersandstein im südlichen Saalethal. Er ist hier hauptsächlich als heller, quarzitischer Sandstein ausgebildet, welcher reich an Lingula tenuissima ist. Jedoch wird er stellenweise auch von anderen Sandsteinen und Dolomiten begleitet, so z. B. in dem Wasserriß nördlich von Gumperda und zwischen Gumperda und Bibra und ebenso am Kugelberg. Hier liegen zu unterst graue und gelbe quarzitische Sandsteinbänkchen, welche staubig verwittern. Sie enthalten Glimmerschüppchen und unregelmäßige Einlagerungen grüner Thongallen. Trockenrisse und Wülste (Kriechspuren?) sind häufig. Auch graue, schieferige Sandsteine, wie bei Jena, kommen vor. Sie enthalten als wichtigstes Fossil Lingula tenuissima. Auf den Schnittflächen liegen Myophoria costata und ein Zweischaler, der an Pleuromya musculoides erinnert, die in der Muschelbreccie vorkommt. Durch eine dünne Mergelbank getrennt, folgen auf diese quarzitischen Sandsteine 12 cm mächtige, gelbe, sandige Dolomitbänkchen, welche ungemein reich an Fischschuppen und Knochenstückchen sind. Auch Zweischaler kommen in ihnen vor.

Nach Süden und Südwest zu wird der Sauriersandstein bis auf die grauen, quarzitischen Lingulasandsteine reduziert. Bereits am Kugelberg in dem Wasserriß nach Eichenberg zu findet sich nur noch ein System von mehreren, durch dünne Mergelschichten getrennten Lingulasandsteinen. Nördlich und südlich von Dienstädt, ferner an vielen Punkten an der Straße von Orlamünde nach Heilingen ist nur noch ein 8—10 cm mächtiges Bänkchen von quarzitischem Sandstein mit Lingula entwickelt. Erwähnenswert ist vielleicht eine Platte von Dienstädt mit vielfach verschlungenen Wülsten, welche nur als Kriechspuren gedeutet werden können.

In den Wasserrissen nördlich und südlich von Engerda ist dagegen die Bank wieder komplizierter zusammengesetzt. Man findet hier den quarzitischen Sandstein mit Lingula in mehreren Bänkchen, deren Schichtflächen sandig, schmutzig-grün und äußerst glimmerreich sind und dem Sauriersandstein bei Jena ähneln. Die Schichtflächen sind reichlich mit Myophoria costata, Gervillia mytiloides, Pleuromya musculoides bedeckt und sehr deutlich. Diese Sandsteine werden oben und unten eingefaßt von gelben, sandigen Dolomitbänkchen; die obere ist sehr reich an Knochenstückchen und Fischschuppen, also ganz ähnlich wie am Kugelberg und bei Gumperda. Zwischen den gelben Dolomit-

bänkchen und den Lingulasandsteinen liegen dünne Schichten graugrüner, glimmerreicher Mergel. Die Führung von Knochen und Fischschuppen, die teilweise Ausbildung als schmutzig-grüner Sandstein, wie bei Jena, ferner die gleiche Lage im Schichtenverband berechtigen, den Lingulasandstein des südlichen Saalethals mit dem Sauriersandstein des nördlichen Gebiets zu identifizieren.

Als sandiger, thoniger, plattiger, z. T. auch als harter, krystallinischer Dolomit ist der Sauriersandstein an der Unstrut entwickelt (= geschichtete Dolomite SPEYER's im Katzelbruch). Zutreffender als geschichtete Dolomite dürfte der Name plattige Dolomite sein, da er in der That in Platten zerfällt, diese selbst aber nicht geschichtet sind. Es sind 60 cm mächtige, thonige, graue Dolomite in Bänken von 3—17 cm. Sowohl zwischen diesen Bänken, als in ihnen selbst sind parallel den Schichtflächen gelbliche, mürbe Sandsteinbänkchen und -streifen eingelagert. Glimmerblättchen sind im ganzen Dolomit verstreut, und Trockenrisse auf manchen Schichtflächen vorhanden. Unter ihnen liegt eine 40 cm mächtige, teils aus krystallinischem, zelligem, grauem, teils aus weichem, thonigem Dolomit bestehende Bank. Die plattigen Dolomite führen Knochen, Abdrücke von Gervillia mytiloides und Lingula tenuissima in zahlreichen Exemplaren, während Myophoria costata auffallenderweise gar nicht oder nur in geringer Zahl vorzukommen scheint. Trotzdem dürfte die gleiche Lage der Bank zwischen dem Tenuisdolomit und den Unteren roten Sandsteinschiefern — Horizont *d* ist nicht entwickelt — auf die Zugehörigkeit der plattigen Dolomite zum Sauriersandstein hinweisen. Übrigens ähneln die oberen harten Bänke des Sauriersandsteins im Saalethal oft auffallend den plattigen Dolomiten petrographisch, und ihr Karbonatgehalt brauchte nur etwas zu steigen, um dasselbe Gestein wie bei Nebra zu erzeugen.

## IV. Horizont *d*.

Über dem Sauriersandstein folgen wiederum graugrüne Mergel, welche in ihrem oberen Niveau unterhalb der Unteren roten Sandsteinschiefer im Saalethal Bänke von sehr wechselnder Beschaffenheit enthalten und als Horizont *d* zusammengefaßt werden sollen. Nur an der Unstrut im Katzelbruch fehlt jede Einlagerung, und einfache Mergel nehmen den ganzen Raum zwischen den plattigen Dolomiten und dem Horizont *e* ein.

Wie beim Sauriersandstein, müssen wir auch im Horizont *d*

die Ausbildungsweise des nördlichen und südlichen Saalethals voneinander trennen.

Im Norden besitzt die Zone zwischen dem Horizont *c* und *e* eine Mächtigkeit von durchschnittlich 1,25 m und schwankt zwischen 0,75 m (Drackendorf) und 1,50 m am Hausberg. Davon fallen auf die untenliegenden Mergel durchschnittlich 0,50 m.

Der Horizont *d* nun besteht aus Sandsteinen von gelben und rötlichgelben Farben, welche bald staubig und mürbe, bald hart und quarzitisch sind; manche Bänke sind wohl auch dolomitisch. Einlagerungen grünlicher Thongallen, ferner Wellenfurchen und ausgezeichnete Trockenrisse, welche die Bänke und Schichtflächen oft ganz erfüllen, Wülste und zweifellose Kriechspuren sind ungemein häufig und charakterisieren diesen Horizont als direkte Strandbildung. Die Bänke sind in petrograpischer Hinsicht zuweilen recht kompliziert und mannigfaltig zusammengesetzt. Als Beispiel sei das Vorkommen von Großlöbichau hier angeführt neben den bereits folgenden ausführlichen Profilen vom Hausberg, der Krüger'schen Ziegelei, Drackendorf und Jena-löbnitz. Das Profil geht von oben nach unten:

35 cm rötlichgelbe, harte, fein- bis mittelkörnige quarzitische Sandsteinbank, durch Verwitterung mürbe und staubig werdend, reich an Glimmer und blaßgrünen Thongallen. Zu unterst eine hellgraue bis violette quarzitische Bank. Wülste, Trockenrisse.

14 „ graue, mürbe Sandsteinbänkchen, Schichtflächen mit reichlichen Glimmerblättchen. Undeutliche Muschelabdrücke.

7 „ harte, dolomitische Sandsteinbank, feinkörnig, gelblich und hellgrau, geschichtet. Schichtflächen unregelmäßig gewellt.

Ähnlich ist der Horizont *d* bei Kunitz, Thalstein, Wöllnitz und herab bis Altenberga, ferner von Löberschütz bis Bürgel entwickelt und an vielen Punkten vortrefflich aufgeschlossen. Von Petrefakten enthalten die Sandsteine nicht selten Abdrücke von Myophoria costata; Lingula wurde bei Drackendorf und in der Krüger'schen Ziegelei gefunden. Stellenweise kommen auch Knochenstücke und Fischschuppen vor, doch ist dieser Horizont gegenüber den anderen Bänken recht petrefaktenarm.

Ganz anders ist dagegen die Ausbildung des Horizontes *d* im Süden, wo er durch eine mächtige, graue und gelbe, z. T. oolithische Dolomitbank gebildet wird. Nördlich von Gumperda ist er allerdings kaum entwickelt. Hier folgen über dem Sauriersandstein

ungefähr 1,25 m gelbe, kalkreiche Mergel, und darüber liegen 0,95 m graugrüne Mergel, welche in ihrem unteren Niveau graue und braune Sandsteinbänkchen und unregelmäßige, knollige, hellgraue Quarzitbänkchen mit Trockenrissen und Wellenfurchen führen. An dieser Stelle hat sich eine fast 5 cm lange Kochsalzpseudomorphose aus harten, graugrünen Mergeln gefunden, wie sie in so tiefem Niveau sonst in dem grünen Mergel nicht vorkommen.

Auf der Südseite des Thales von Gumperda, am Kugelberg, finden wir dagegen den Horizont *d* als eine mächtige Bank entwickelt, welche 0,30 m über dem Lingulasandstein liegt. Sie ist 95 cm mächtig und fällt sofort durch ihre Mächtigkeit ins Auge, und ihre Trümmer überwiegen weit über die Blöcke der übrigen Bänke in dem Wasserriß. Sie beginnt mit einem mürben, 5 cm mächtigen, dünngeschichteten Sandsteinbänkchen. Darüber folgen thonig-sandige Dolomite (26 cm), welche in mehrere 4—5 cm dicke Bänkchen zerfallen. Die oberste derselben ist hellgrau, sehr thonig und vertikal zerklüftet, die anderen sind schmutzig-grau bis gelblichbraun und erinnern z. T. an die plattigen Dolomite von Nebra. Die Platten selbst sind teils geschichtet, teils ungeschichtet. Auf einer der ersteren besaßen die Schichtflächen tiefe, wulstige, unregelmäßige Vertiefungen, denen die Schichten sich konkordant anschmiegten. Auf manchen Platten liegen Abdrücke von Myophoria costata.

Hierüber folgt ein grauer, dichter, äußerst harter Dolomit mit splitterigem Bruch. Er ist in einzelnen Lagen sehr reich an Petrefakten, deren Schalen resorbiert sind. Die Hohlräume und z. T. auch die Steinkerne sind mit einer braunen, erdigen Masse erfüllt. Der Dolomit ist 65 cm mächtig und zerfällt in mehrere Bänke, welche durch vertikale Spalten in unregelmäßige Parallelopipeda zerstückelt werden. Von Petrefakten sind deutlich erkennbar und zahlreich vorhanden: Myophoria costata, Gervillia jenensis, mytiloides. Gastropoden (Natica).

Bis zu den Unteren roten Sandsteinschiefern folgen über dem Dolomit noch 20 cm graugrüner Mergel.

Ähnlich ist der Horizont *d* am Kugelberg mehr südlich in dem Wasserriß nach Eichenberg zu ausgebildet, doch hat seine Mächtigkeit abgenommen. Der obere Dolomit ist nur 30 cm mächtig, die unteren thonigen Dolomite nur noch 15 cm, dagegen hat der Abstand von Lingulasandstein um 75 cm zugenommen; denn er beträgt hier 1,05 m gegen 0,30 m auf der Seite nach Gumperda.

Bei Dienstädt finden wir nördlich und südlich vom Dorf über dem Lingulasandstein eine mindestens 50 cm starke Bank eines gelben, mürben, weichen Dolomits. Er ist mit schwärzlichen, gesprenkelten Mineralausscheidungen und zahlreichen, 1—3 mm großen Calcitdrusen erfüllt und erinnert lebhaft an den gelben Dolomit, der an vielen Lokalitäten den unteren Teil des Horizontes *f* bildet. Er gleicht jenem auch darin, daß die Petrefakten mit weißer Schale erhalten sind. Im Schichtenverband nimmt er genau die Lage der grauen Dolomits vom Kugelberg ein und geht in diesen über. Zwischen dem Kugelberg und Dienstädt, wo die Bank an einer Stelle am Wege ansteht, besitzt die Bank eine petrographische Beschaffenheit, welche zwischen beiden Ausbildungsweisen in der Mitte steht.

Bewiesen wird die Zusammengehörigkeit der Bänke vom Kugelberg und von Dienstädt ferner durch die Verhältnisse bei Engerda, wo die Bank in demselben Aufschluß beide Ausbildungsweisen vereinigt. Die Bank, welche hier nördlich wie südlich vom Dorfe aufgeschlossen ist, liegt 60 cm über dem Lingulasandstein und 15—20 cm unter dem Horizont *e*. Sie erreicht eine Mächtigkeit von 0,80—1,00 m und dominiert, wie am Kugelberg, über alle anderen Dolomite der Tenuiszone. Man kann einen oberen oolithischen und einen unteren oolithfreien Teil unterscheiden, jedoch ist die Grenze zwischen beiden nicht scharf zu ziehen. Interessant ist es, daß die Bank wie am Kugelberg mit einem 5 cm mächtigen, mürben Sandsteinbänkchen von graubrauner Farbe beginnt.

Die weitere Ausbildung ist nördlich von Engerda folgende. Zu unterst liegt eine braungraue Dolomitbank (5 cm) und über dieser ein unregelmäßiges, 1—3 cm mächtiges mürbes Sandsteinbänkchen. Hierüber folgt ein dichter thoniger Dolomit mit Streifen von gelbem, sandigem Dolomit (5 cm). Über diesem mehr sandigen Dolomit, welcher dem unteren Dolomit vom Kugelberg entspricht, folgt eine 30 cm mächtige Bank von grauem, hartem dichtem Dolomit, welcher petrographisch den Übergang von dem grauen Dolomit des Kugelbergs zu dem gelben von Dienstädt bildet und in seinem oberen Teil bereits oolithisch wird. Der obere oolithische Teil ist 40 cm mächtig und besteht aus harten, grauen Dolomitbänken mit splitterigem Bruch; sie werden nach oben zu immer oolithreicher, so daß die oberste Bank fast ganz aus Oolithkörnern mit geringer Grundmasse besteht. Die Oolithe sind bis 1 mm groß und liegen im allgemeinen in Nestern in der

Grundmasse. Wo sie zurücktreten und lokal verschwinden, gleicht der Dolomit dem grauen Dolomit vom Kugelberg, und manche Handstücke von den beiden Lokalitäten sind nicht von einander zu unterscheiden. Petrefakten mit resorbierten Schalen, deren Hohlräume mit einer braunen, erdigen Masse erfüllt sind, finden sich hier, wie am Kugelberg.

In den Wasserrissen südlich von Engerda zerfällt die Bank gleichfalls in einen unteren oolithfreien und oberen oolitischen Teil. Der untere Teil besteht zum größten Teil ebenfalls aus grauem, hartem, dichtem Dolomit, welcher jedoch nach oben in einen mürben, weichen Dolomit übergeht und so dem gelben Dolomit von Dienstädt petrographisch gleich wird; nur geht seine Farbe mehr in das Chokoladenbraune. Der obere Teil dieses chokoladenfarbigen Dolomits ist bereits oolithisch. Ein ausgezeichneter Oolith ist der oberste Teil der Bank, welcher hier weicher, thoniger und heller ist als nördlich von Engerda. Auf der angeschliffenen Fläche sieht man die Oolithe in Nestern in der Grundmasse liegen und in dieser selbst die Schalendurchschnitte von Muscheln in großer Menge. Auch die schwärzlichen, gesprenkelten Mineralausscheidungen fehlen nicht.

Bezüglich der Petrefaktenführung ist zu bemerken, daß Petrefakten zwar häufig, meist aber schlecht erhalten sind. Dienstädt und Engerda sind die reichsten Fundpunkte; an ersterer Lokalität sind die Schalen erhalten.

Folgende Petrefakten sind bis jetzt gefunden worden:

Myophoria costata Zenk.: überall häufig.

Gervillia jenensis nov. sp.: häufig.

Gerv. mytiloides v. Schloth. sp.: häufig.

Gerv. costata Quenst.: Dienstädt.

Myoconcha Goldfussi Dkr. sp.: Dienstädt.

Monotis Albertii Goldf.: Engerda, massenhaft in der obersten Bank.

cfr. Myacites inaequivalvis Zieten: häufig bei Engerda.

Auffallend ist es, daß die Dolomitbank bei Heilingen und an dem Wege weiter östlich nach Orlamünde zu nicht entwickelt ist. Auch nach Norden keilt die Bank sich sehr schnell aus und ist, wie wir gesehen haben, nördlich von Gumperda und in dem Wasserriss zwischen Bibra und Gumperda nicht mehr vorhanden. An dem nördlichsten Ausläufer des Kugelberges ist die obere Dolomitbank noch 40 cm mächtig, gegen 65 weiter südlich im Wasserriss. Das rasche Verschwinden dieser

Bank erinnert an die Verhältnisse, welche die Bank $\beta$ im Horizont $\alpha$ an fast den gleichen Lokalitäten zeigt.

V. Horizont $\varepsilon$. Untere rote Sandsteinschiefer.

Einen vorzüglichen Horizont mit allerdings rein petrographischen Charakteren bilden die Unteren roten Sandsteinschiefer. Es sind im wesentlichen überall rote Mergel, in welche rote, dünnplattige Sandsteinbänke in größerer oder geringerer Zahl eingelagert sind, so daß bald die Mergel, bald die Sandsteine überwiegen. Die Sandsteinbänkchen sind z. T. geschichtet, z. T. schichtungslos. Kleine rundliche Löcher von der Größe eines kleinen Stecknadelkopfes, welche zuweilen dem Gestein ein zerfressenes Aussehen geben können, sind ziemlich häufig vorhanden. Mergel, wie Sandsteine sind reich an Glimmerschüppchen; Wellenfurchen sind wohl überall vorhanden, desgleichen Kochsalzpseudomorphosen in bis $^1/_2$ cm großen Würfeln. Dagegen sind noch nirgends Petrefakten gefunden worden, auch keine Kriechspuren oder sonstige Anzeichen organischen Lebens. Die braunrote Farbe ist für diesen Horizont ungemein charakteristisch. Wie ein roter Faden zieht er sich inmitten der grauen und gelblichen Mergel und Dolomite des Unteren Röths hin und ist daher für das Auge leicht erkennbar und für die Orientierung oft von großer Bedeutung. Zum ersten Male im Röth treffen wir die braunrote Farbe an, welche der Formation den Namen gegeben hat und für die mittlere Abteilung derselben so charakteristisch ist. Sicherlich ist diese rote Farbe auf bestimmte physikalische Bedingungen, welche während der Bildung der betreffenden Sedimente herrschten, zurückzuführen. Diese Bedingungen sind zum ersten Male in dem Röthmeer bei Bildung der Unteren roten Sandsteinschiefer eingetreten. So erklärt sich auch die merkwürdige Konstanz einer so wenig mächtigen und aus im allgemeinen so leicht veränderlichen Gesteinen bestehenden Schicht. Gewiß ist auch der völlige Petrefaktenmangel dieser roten Sandsteine ganz im Gegensatz zu den grauen Sandsteinen und Quarziten des Unteren Röth, aber in Übereinstimmung mit den roten Sandsteinen des Mittleren, nicht zufällig, sondern auf die gleichen Ursachen zurückzuführen. Auffallend für das Untere Röth ist ferner das Vorhandensein der zahlreichen Pseudomorphosen nach Kochsalzwürfeln, die wir hier zum ersten Male in Menge antreffen. Sie sind für die roten Sandsteine und manche Quarzite des Mittleren Röths charakteristisch und finden sich im Unteren Röth in den grauen und grünen Mergeln

nur auf den Quarzitbänkchen über und unter der Rhizocoralliumbank. Unter solchen Umständen dürfte es wohl gestattet sein, die Unteren roten Sandsteinschiefer gewissermaßen als „Vorläufer" der roten Mergel und Sandsteine des Mittleren Röths und der zur Zeit desselben herrschenden physikalischen Bedingungen, welche eben die rote Färbung, den Petrefaktenmangel und Bildung von Kochsalzpseudomorphosen veranlaßten, aufzufassen. Bezüglich der Mächtigkeit dieses Horizontes sei noch erwähnt, daß er im allgemeinen 50—70 cm beträgt und nur ausnahmsweise bei Wöllnitz 95 cm erreicht.

### Die Mergel unter der Muschelbreccie.

Über den Unteren roten Sandsteinschiefern folgen wiederum graugrüne Mergel; jedoch ist die Grenze zwischen beiden zuweilen, wohl infolge chemischer Prozesse, verwischt. Die Mächtigkeit dieser Mergel ist im ganzen Saalethal ungewöhnlich konstant und schwankt nur zwischen 1,25 m und 1,40 m. Bei Nebra betragen sie 2,00 m, wo die größere Mächtigkeit möglicherweise auf Stauungen, die bei den lokalen, aber ungemein intensiven Faltungen der Schichten stattgefunden haben, zurückgeführt werden muß. Die große Gleichmäßigkeit der Mergel spricht für eine sehr regelmäßige Sedimentzufuhr während jener Zeit in dem ganzen Gebiet und einen gleichzeitigen Beginn in der Bildung der nun folgenden Muschelbreccie.

### VI. Horizont *f*. Muschelbreccie.

Für die Muschelbreccie ist die mannigfaltige petrographische Ausbildung, welche sie an den verschiedensten Punkten besitzt, charakteristisch. Aber alle diese verschiedenen Ausbildungsweisen lassen sich auf Veränderungen einer bestimmten Ausbildungsweise zurückführen. Eine bestimmte Gesetzmäßigkeit in der geographischen Verbreitung derselben läßt sich nicht erkennen. So ist die Bank als graubrauner Dolomit und gypshaltige oolithische Muschelbreccie entwickelt am Hausberg, bei Thalstein, zwischen Jenalöbnitz und Löberschütz, Drackendorf und am Kugelberg; als gelber Dolomit und gypsfreie oolithische Muschelbreccie in der Krüger'schen Ziegelei, bei Kunitz, Löberschütz, Graitschen, Bürgel, Wöllnitz, Gumperda, Dienstädt, Heilingen; als grauer Dolomit und obere Muschelbreccie bei Drackendorf, Engerda, Kugelberg nach Eichenberg zu, Dien-

städt. Bei Großlöbichau und Jenalöbnitz besteht die Bank dagegen aus oberen Gypsschiefern und einer unteren grauen Dolomitbank.

Untersuchen wir nun, wie diese petrographisch verschiedenartigen Ausbildungsweisen untereinander zusammenhängen und ineinander übergehen.

Im allgemeinen zerfällt die Bank in einen unteren harten oolithfreien Teil und einen oberen oolithischen, welcher der Zersetzung meist sehr ausgesetzt ist und durch Verwitterung oft bis auf geringe Bruchstücke entfernt worden ist.

Bei der Beschreibung der Muschelbreccie gehen wir vom Hausberg bei Jena aus, wo sie am vollständigsten entwickelt ist, und verfolgen dann die Veränderungen, welche sie in ihren verschiedenen Teilen und ihrer Gesamtheit erfährt.

An dem Fußweg von Camsdorf zur Wilhelmshöhe ist die Bank in einem kleinen Steinbruch südlich vom Wege aufgeschlossen und bildet auf der Nordseite in gleicher Mächtigkeit und Beschaffenheit den obersten Rand des Wasserrisses, in welchem der Weg hinaufführt. Sie ist im ganzen 1,05 m mächtig und zerfällt petrographisch in 2 Teile. Unten liegt eine Bank von hell- und dunkelgrau geschichtetem, sandigem Dolomit, 40 cm mächtig. Einzelne Lagen desselben sind porös und löcherig infolge der Resorption von Muschelschalen. Er zerfällt in mehrere Bänke von etwa je 10 cm Mächtigkeit. Zwischen den Bänken liegen dünne Mergelüberzüge. Die Bruchstücke dieser Bänke fallen durch ihre rechteckigen, ungemein scharfen Kanten auf. Sie liefern gute Platten, welche zum Aufbau von Feldmauern benutzt werden.

Darüber folgt nun die eigentliche Muschelbreccie, welche bereits von Zenker als „Conchylienbreccie in Gypsspath" beschrieben worden ist (Taschenbuch, S. 199 ff.). Sie besteht aus einer 28 cm mächtigen kompakten unteren Bank und einer schieferigen, von Fasergypsbändern durchzogenen Abteilung. Auf der frischen Bruchfläche ist die Gypsbreccie hellgrau bis bräunlichgrau mit spiegelnder Krystallfläche von Gyps. Auf der angeschliffenen oder angewitterten Fläche erkennt man schon mit bloßem Auge runde Kügelchen und Querschnitte von Schalenfragmenten. Die Kügelchen sind Oolithe, wie man im Dünnschliff erkennt, nicht Brut von Natica, wie Zenker annimmt. Manche schienen spiral aufgewundene Foraminiferen zu sein, doch müßten erst zahlreichere Schliffe untersucht werden, um zu sicheren Resultaten zu gelangen.

Die Schalenstücke sind abgerieben und wenige Millimeter bis

mehrere Centimeter groß. Sie bestehen aus 2 Blättern, welche im Dünnschliff durch eine dunkle Zone getrennt sind. Bei der Verwitterung wird diese Mittelzone aufgelöst, und bei den ausgewitterten Muscheln befindet sich daher zwischen beiden Lamellen, die nach ZENKER's Angaben aus reinem Dolomit bestehen, ein Hohlraum, der besonders am Wirbel klafft und die Präparation der Schlösser erschwert. Indem der Gyps aus der Bank ausgelaugt wird, werden die Muschelschalen und Oolithkörner wegen ihrer größeren Widerstandsfähigkeit freigelegt, und so kann man auf Stücken, welche lange Zeit freigelegen haben, schöne vollständige Schalen sammeln. Leider sind bei diesen die Schloßteile selten gut erhalten und konnten nur bei wenigen Exemplaren herauspräpariert werden.

Interessant ist der Umstand, daß die zerbrochenen Schalen weit über die vollständigen überwiegen. Nach den Untersuchungen von Herrn Professor Dr. WALTHER sind es hauptsächlich die Krebse, welche das Zerbrechen und Zerkleinern der Muschelschalen besorgen und dadurch zu einem wichtigen geologischen Faktor bei der Sedimentbildung werden. Vielleicht sind sie auch bei der Bildung dieser Muschelbreccie thätig gewesen; möglich ist es aber auch, daß die Schalen durch die Bewegung der Wellen in flachem Wasser zu Muschelsand zerrieben worden sind, wobei sich zugleich die Oolithkörner ausschieden. Durch den sich ausscheidenden Gyps wurde dann die ganze Masse cementiert. Übrigens scheint die Menge des Gypses geringer zu sein, als man auf den ersten Blick glauben sollte. Wenigstens wurde beim Brennen des Gesteins behufs Umwandlung des Gypses in Anhydrid, aus dem sich dann die Schalen ohne Schwierigkeit hätten herauspräparieren lassen können, stets nur wenig mehliger Anhydrid gebildet; die Stücke blieben so hart wie früher, und eine Präparation war nicht möglich.

In der beschriebenen Ausbildung finden wir die Muschelbreccie noch an 2 Stellen am Hausberg nach Süden hin aufgeschlossen, an dem südlichen Weg zur Wilhelmshöhe und in einem kleinen Bruch am Südabhang. Verfolgen wir dagegen die Bank, welche sich durch eine Stufe im Felde kenntlich macht und an einzelnen Stellen auch zu Tage tritt, nach Norden, so kommen wir an einen Aufschluß, wo die Bank gleichfalls als Muschelbreccie ausgebildet ist, doch ist der Gyps nur unbedeutend zwischen den Schalen und Oolithkörnern entwickelt. Die Farbe der Bank ist hier hellgelb. Durch Auslaugung des Gypses allein kann diese Varietät nicht entstanden sein, denn die echte Gypsbreccie verwittert ganz

anders, zu einer grauen, erdigen Masse; es muß der Unterschied daher auf eine ursprüngliche Verschiedenheit in der Ausbildung zurückgeführt werden.

Von dieser gelben, gypsarmen Muschelbreccie ist es nur ein Schritt zu der gypsfreien Ausbildung, wie wir sie typisch in der Krüger'schen Ziegelei in Jena auf dem linken Saaleufer finden. Hier liegt zu unterst eine harte, kompakte Bank aus gelbem Dolomit, welcher keine Oolithkörner enthält und ohne Zweifel dem unteren, graubraunen, oolithfreien Dolomit am Hausberg entspricht. Abgesehen von der gleichen Lage im Schichtenverband, giebt es auch am südlichen Weg zur Wilhelmshöhe Platten aus diesem Horizont, welche in petrographischer Beziehung den Übergang zwischen beiden Ausbildungsweisen vermitteln. Die obere Abteilung der Bank besteht in der Krüger'schen Ziegelei ebenfalls aus oolithischer gelber Muschelbreccie mit denselben Petrefakten, ist jedoch gänzlich gypsfrei und stark zersetzt. Doch ist auch hier die Zersetzung völlig verschieden von der der Gypsbreccie, und die Bank jedenfalls schon ursprünglich gypsfrei gewesen.

Gehen wir vom Hausberg nach Norden, so finden wir auf der Südseite des Jenzigs Bruchstücke einer schwach gypshaltigen oolithischen Muschelbreccie, ganz wie am Nordabhang des Hausbergs, bei Thalstein dagegen wieder typische Gypsbreccie, wie am südlichen Hausberg. Sie ist hier 85 cm mächtig und besteht gänzlich aus oolithischer gypshaltiger Muschelbreccie mit einer unteren kompakten Bank (50 cm) und einem oberen schieferigen Teil. Ob hier die graubraunen Dolomite des Hausbergs durch Muschelbreccie vertreten sind, oder ob dieselben hier ebenfalls entwickelt sind, läßt sich nicht entscheiden, da das Liegende nicht weiter aufgeschlossen ist. Doch dürfte das Erstere wahrscheinlicher sein.

Nur wenige hundert Schritte nördlich finden wir den Horizont an einem Feldweg schlecht aufgeschlossen, doch nachweisbar, als gelben Dolomit, gelbe oolithische Muschelbreccie und gypsarme oolithische Muschelbreccie in zahlreichen Schollen auf dem Felde, welche sich den Weg entlang ziehen. Es erfolgt also der Übergang der verschiedenen Ausbildungsweisen hier sehr rasch und in kurzer Entfernung.

Östlich von Kunitz auf dem Felde ist die Bank an mehreren Stellen ausgeschlossen und als „Gelber Dolomit von Kunitz" von Wagner beschrieben worden. Es ist nur die untere

Bank anstehend erhalten; doch finden sich auch noch Platten typischer gypsfreier, oolithischer Muschelbreccie, welche das ursprüngliche Vorhandensein derselben beweisen. Dieser obere Teil ist wahrscheinlich durch Verrutschungen, wie sie in den Mergeln so leicht vorkommen, und infolge der leichten Zersetzbarkeit entfernt worden. Die zahlreichen Petrefakten sind in diesen gelben Dolomiten mit weißer Schale enthalten.

In derselben Ausbildungsweise läßt sich die Bank von Kunitz nach Osten verfolgen über Löberschütz und Graitschen nach Bürgel. Namentlich bei Graitschen ist sie nördlich vom Dorf als 60 cm mächtige Bank vorzüglich aufgeschlossen.

Bei Wöllnitz finden wir in dem Profil, in welchem fast das ganze Untere Röth ausgezeichnet aufgeschlossen ist, nur die untere Bank der Muschelbreccie des gelben Dolomits entwickelt, der obere weichere Teil ist verdrückt, jedoch wenige Schritte weiter östlich in voller Mächtigkeit erhalten (60 cm).

Ungemein instruktiv und für die Veränderungen, welche die Muschelbreccie erfährt, wichtig sind die Aufschlüsse bei Drackendorf. An dem Wege, welcher von Drackendorf direkt nach Osten führt, ist die Muschelbreccie ungefähr 30—35 cm mächtig und zerfällt in eine obere oolithische gypshaltige Muschelbreccie, die vorwiegend schieferig ausgebildet ist, und eine untere Dolomitbank, welche der am Hausberg gleicht. Es ist ein graubrauner, sandiger Dolomit, der in einzelnen Lagen resorbierte Schalen enthält, deren Löcher mit brauner erdiger Masse erfüllt sind. Manche Partieen sind infolge der Verwitterung zerfressen und porös.

Verfolgen wir die Bank nördlich vom Wege, so finden wir, daß sie besonders im oberen Teil sehr schnell an Mächtigkeit abnimmt und nach kaum 50 Schritten in dem Wasserriß nördlich von der Straße nur noch ein 5—6 cm dickes, graubraunes Dolomitbänkchen vorhanden ist, welches dem unteren Dolomit entspricht, während der obere Teil durch graugrüne Mergel ersetzt wird. Doch schon wenige Schritte weiter nördlich wird der Dolomit wieder mächtiger (10—15 cm), und auch eine obere oolithische, freilich stark zersetzte Bank aus Muschelbreccie stellt sich darüber wieder ein. Der untere Dolomit hat hier stellenweise ein poröses, schwammiges Aussehen infolge zahlreicher feiner Löcher, welche die Oberfläche der Bruchstücke durchsetzen. Sollten sie ausgelaugte Oolithe sein?

Verfolgen wir die Bank von der Straße nach Osten, so treffen

wir in einem Wasserriß einige hundert Schritte östlich folgendes Profil an:

| | | |
|---|---|---|
| 20 | cm | oben: Typische, oolithische, gypshaltige Muschelbreccie mit Fasergyps; schieferig; Schalen und Oolithe herausgewittert. |
| 20 | „ | Gypsschiefer und Fasergyps; Schichtflächen wellig. |
| 4 | „ | Harte Mergelbank. |
| 4 | „ | Dunkelgrauer Dolomit. |
| 10 | „ | Harte Mergelbänkchen. |
| 9 | „ | Graubrauner Dolomit, wie vorher, aber oolithisch. |
| 67 | cm. | |

Der untere Teil der gypshaltigen oolithischen Muschelbreccie verwandelt sich also durch Verchwinden der Schalen und Oolithe in Gypsschiefer, und in die Dolomite schieben sich graue harte Mergel ein.

Diese letztere Ausbildungsweise führt über zu der, welche wir bei Großlöbichau und Jenalöbnitz antreffen, wo der ganze obere Teil in Gypsschiefer verwandelt ist und der untere aus einer Dolomitbank besteht, welche durch graue Mergel von den Gypsschiefern getrennt ist:

| | Großlöbichau. | | Jenalöbnitz. |
|---|---|---|---|
| 40 cm | Gypsschiefer, Fasergyps, unten Mergel. | 50 cm | Gypsschiefer, Fasergyps, unten Mergel. |
| 5 „ | Dolomitbank. | 10 „ | Dolomitbank. |
| 45 cm. | | 60 cm. | |

Bei Jenalöbnitz enthält die Dolomitbank helle, bläulichgraue, rundliche, thonige Konkretionen von 2—4 cm Durchmesser, und von gleicher Beschaffenheit ist auch ein Dolomit, von welchem mächtige Schollen an der Straße zwischen Großlöbichau und Jenalöbnitz zusammengefahren sind und welche jedenfalls zur Muschelbreccie gehören.

Dagegen findet man am Wege von Jenalöbnitz nach Löberschütz Platten echter oolithischer gypshaltiger Muschelbreccie, welche ganz wie am Hausberg und bei Thalstein ausgebildet ist und in der Nähe anstehen muß.

Wenden wir uns nach Süden, so finden wir am Roten Berg bei Göschwitz und bei Altenberga Blöcke des graubraunen Dolomits, wie er von Drackendorf und vom Hausberg beschrieben worden ist.

Nördlich von Gumperda dagegen und in dem Wasserriß zwischen Gumperda und Bibra ist die Bank als gelber san-

diger Dolomit entwickelt, welcher stark zersetzt ist und dem gelben Dolomit von Kunitz, der Krüger'schen Ziegelei, Wöllnitz etc. ähnelt. Genau den gleichen Dolomit finden wir auch bei Dienstädt gleich südlich vom Dorf an der Straße nach Orlamünde und ferner bei Heilingen. In allen diesen Aufschlüssen besitzt die Bank nur eine Mächtigkeit von 20 cm und liegt zwischen die Oberen und Unteren roten Sandsteinschiefer eingelagert.

Am Kugelberg in dem Wasserriß nach Gumperda hin finden wir wiederum die typische oolithische gypshaltige Muschelbreccie, und zwar ähnlich wie bei Drackendorf ausgebildet.

Unten liegen zwei harte, zusammen 25 cm mächtige Bänke eines graubraunen harten Dolomits, der von vertikalen Klüften durchzogen wird. An einer Stelle ist er gypsfrei, an einer anderen gypshaltig. Auf den Schichtflächen liegen Trockenrisse, resp. Kriechspuren. Bemerkenswert sind ferner die ungemein scharfen rechtwinkeligen Kanten und Ecken der Bruchstücke, wie sie aus derselben Bank vom Hausberg beschrieben worden sind. Unter diesen Bänken liegt ein graugelber sandiger Dolomit, der in graue harte Mergel übergeht.

Der obere Teil der Bank besteht z. T. aus dünnplattigen Bänken von gypshaltiger oolithischer Muschelbreccie, z. T. aus echten Gypsschiefern und erreicht eine Mächtigkeit von 20—30 cm.

Am Kugelberg auf der Seite nach Eichenberg zu, ferner nördlich von Dienstädt auf dem Felde und in den Wasserrissen um Engerda herum treffen wir denselben graubraunen Dolomit als unteren Teil der Muschelbreccie an; der obere ist dagegen völlig zersetzt, und es sind nur noch stark verwitterte Bruchstücke von oolithischer, wahrscheinlich ursprünglich gypsfreier Muschelbreccie vorhanden, welche die gewöhnlichen Petrefakten der Bank führen.

Auch im Unstrutthal ist der Horizont *f* als echte gypsfreie oolithische Muschelbreccie entwickelt. Es ist ein harter, grauer Dolomit, welcher auf der Bruchfläche deutlich die Bruchstücke von Muschelschalen und Oolithkörner zeigt, aus denen er z. T. ganz besteht. Namentlich auf der angewitterten Fläche treten sie ausgezeichnet hervor. Doch kommen auch ganz oolithfreie Partien vor. SPEYER führt diesen Dolomit als „Myophoriendolomit" an.

Die Mächtigkeit der Bank mag ungefähr 40 cm betragen. Infolge der Faltungen in diesem Aufschluß ist ihre Mächtigkeit z. T. bedeutend verändert worden.

Nächst der Tenuisbank ist die Muschelbreccie am petrefaktenreichsten, und führt einige für sie speziell charakteristische Fossilien:

Beneckeia tenuis v. Seeb. wurde bis jetzt nur in je einem Exemplar von Herrn Professor Kalkowsky und Herrn Wagner in dem Bruch bei Thalstein gefunden.

Myophoria costata Zenk.: überall häufig.

Myophoria cfr. ovota Bronn: charakteristisch für die Muschelbreccie und in dieser häufig, so am Hausberg, Thalstein, Krüger'sche Ziegelei, Löberschütz, Eichenberg, Dienstädt etc.

Myophoria cfr. elongata: ein zweifelhafter Abdruck aus dem gelben Dolomit von Kunitz.

Myophoria cfr. orbicularis Bronn: Thalstein, Hausberg.

Gervillia jenensis nov. sp.': Kunitz, Thalstein.

Gervillia costata Quen.: Kunitz, Thalstein (nach Wagner).

Myoconcha gastrochaena Dkr. sp.: nicht selten.

Myoconcha Roemeri Eck.: nicht selten.

Myoconcha Goldfussi', Dkr. sp.: nicht selten.

Pleuromya musculoides v. Schloth.: Kunitz, Thalstein, Hausberg.

Monotis Albertii Goldf.: Kunitz.

Natica sp.?: Kunitz, Drackendorf.

Lingula tenuissima Bronn.: Göschwitz, Thalstein.

Knochenstücke und Fischschuppen: überall verbreitet.

## VII. Horizont *g*. Obere rote Sandsteinschiefer.

Über der Muschelbreccie liegen bei Nebra und in dem nördlichen Saalethal bis herab nach Gumperda noch graugrüne Mergel in einer Mächtigkeit von 20—30 cm und darüber folgt der Horizont *g*; in dem südlichen Saalethal dagegen, vom Kugelberg bis nach Engerda bedecken die Oberen roten Sandsteinschiefer direkt die Muschelbreccie.

Für die Oberen roten Sandsteinschiefer gilt alles das, was über die Unteren gesagt worden ist. Auch sie bestehen teils aus roten Mergeln, teils aus Sandsteinen mit Wellenfurchen und Kochsalzpseudomorphosen. Auch in ihnen fehlen alle Spuren organischen Lebens. In dem ganzen untersuchten Gebiet finden sie sich ebenso wie die Unteren mit wunderbarer Konstanz in einer Mächtigkeit, welche zwischen 40 cm (Gumperda) und 85 cm (Krüger'sche Ziegelei) schwankt, im allgemeinen aber 60—70 cm beträgt. Zu erwähnen ist noch, daß sie in der südlichen Zone

bis Engerda mit einer graugrünen, ungeschichteten Sandsteinbank abschliessen.

### Zone zwischen den Horizonten *g* und *h*.

Über den Oberen roten Sandsteinschiefern folgen bis zur Rhizocoralliumbank graugrüne Mergel, welche an manchen Punkten Bänke von Knollengyps, an anderen mürbe oder quarzitische Sandsteinbänkchen enthalten.

Die Knollengypse, welche im Mittleren Röth mächtig entwickelt sind und aus faserigen, mehr oder weniger radialstrahligen Knollen bestehen, welche in Gypsmergeln liegen und aus diesen durch Konkretion gebildet worden sind, treten hier zum ersten Male allein oder in Begleitung von Gypsschiefern auf. Die Knollengypse sind auf folgenden Punkten entwickelt:

Bei Wöllnitz liegt in einem kleinem, verwachsenen Wasserriß an der Straße nach Jena unter der Rhizocoralliumbank, durch 25 cm grüner Mergel getrennt, ein 60 cm mächtiges System von Gypsschiefern und Knollengyps. Ähnlich sind die Verhältnisse am Hausberg und am Kugelberg auf der Seite nach Gumperda zu, welche in den beigegebenen Profilen zur Darstellung gekommen sind.

Diese Gypse nun verschwinden ungemein rasch, um durch quarzitische oder mürbe Sandsteinbänkchen vertreten zu werden. So ist z. B. bei Wöllnitz wenige hundert Schritte südlich von dem erwähnten Wasserriß an dem Dorfe selbst der Gyps völlig verschwunden und Sandsteinbänkchen an seine Stelle getreten. Desgleichen finden wir am Kugelberg in dem Wasserriß nach Eichenberg die Gypse bereits durch Sandsteinbänkchen vertreten. Die letzte Ausbildungsweise ist die überwiegende. Die Sandsteinbänkchen sind bald mürbe, bald quarzitisch, graugrün bis rötlichweiß und werden durch Zwischenlagerungen graugrüner Mergel getrennt. Wellenfurchen und Kochsalzpseudomorphosen sind auf ihnen häufig, auch Abdrücke von Myophoria costata sind nicht selten. Sehr bedeutend entwickelt sind diese Bänke besonders bei Gumperda in dem Wasserriß nördlich vom Dorf und am Roten Berg bei Göschwitz; an anderen Punkten, wie z. B. der Krüger'schen Ziegelei, fehlen sie fast gänzlich; wir finden hier nur graugrüne Mergel.

VIII. Horizont *h*. Rhizocoralliumbank.

Ganz im Gegensatz zu der bisherigen Anschauung, daß das Rhizocorallium jenense für alle Dolomitbänke des Röths charakteristisch ist, hat es sich herausgestellt, daß es nur in einem einzigen Horizont vorkommt, der sich mit großer Konstanz im Saalethal und an der Unstrut findet. Die Rhizocoralliumbank besteht im allgemeinen aus einem grauen, harten, dichten Dolomit, der von ZENKER in seinem Taschenbuch und an anderen Orten bereits genügend beschrieben worden ist. Er ist 10—15 cm mächtig, vertikal zerklüftet und seine Unterseite mit Rhizocorallium jenense bedeckt. Seine Oberfläche zeigt ziemlich konstant Trockenrisse. An der Nordseite des Hausbergs, bei Kunitz und anderen Punkten ist er zart, fast staubig und sehr hellgrau gefärbt. Zugleich neigt er dann zu plattiger Ausbildung und enthält zahlreiche kleine Calcitdrusen. Eine bedeutend größere Mächtigkeit, als gewöhnlich, erreicht die Bank im Osten bei Drackendorf, Großlöbichau, Jenalöbnitz, Löberschütz bis nach Bürgel, wo sie überall 40—50 m mächtig ist. Sie besteht hier aus einem sandigen Dolomit, z. T. sogar aus einem dolomitischen quarzitischen Sandstein. Das Rhizocorallium auf der Unterseite ist dann weniger üppig als in den Dolomiten entwickelt, scheint stellenweise sogar zu fehlen, so bei Jenalöbnitz an einer Stelle, während es nur wenige Schritte weiter noch vorhanden ist. Sollte die größere Mächtigkeit und die Zunahme des Sandgehaltes nach Osten auf eine größere Nähe der damaligen Küste hindeuten? Eine ähnliche Andeutung finden wir in dem oberen und unteren Horizont der roten Sandsteinschiefer. Diese sind nämlich nach Osten hin vorwiegend als Sandsteine ausgebildet, im Westen und Südwest dagegen herrschen die roten Mergel vor.

Die Rhizocoralliumbank bildet im Saalethal einen vorzüglichen Horizont, der nirgends fehlt. An der Unstrut ist sie bei Laucha durch SPEYER nachgewiesen (Erläuterung zu Blatt Freiburg a. d. U.) Im Katzelbruch bei Nebra ist er nicht vorhanden, weil der Aufschluß nicht so weit geht, desgleichen bei Prettiz.

Bezüglich der Petrefaktenführung sei bemerkt, daß die Rhizocoralliumbank außer dem überall vorhandenen Rhizocorallium jenense ZENK. noch zwei, ihr eigentümliche Zweischaler enthält, welche sonst im Unteren Röth nicht vorkommen. Es sind dieses die Modiola triquetra v. SEEB. und die kleine Cucullaea nuculiformis ZENK., welche in dieser Bank überall häufig sind.

Als weitere Petrefakten sind anzuführen:

Myophoria costata Zenk.: überall häufig.

Gervillia jenensis nov. sp.: selten. 1 Exemplar gefunden.

Gervillia costata Quenst.: nicht selten.

Monotis Albertii Goldf.: Engerda, Kunitz.

Lingula tenuissima Bronn: Hausberg, Wöllnitz.

Knochenstücke und Fischschuppen sind überall verbreitet.

## Die Zone zwischen der Rhizocoralliumbank und dem Mittleren Röth.

Die Schichten über der Rhizocoralliumbank, welche übrigens nur in wenigen Fällen deutlich aufgeschlossen sind, bestehen stets aus graugrünen Mergeln, in welche, wie in der Zone unter der Rhizocoralliumbank, Sandsteinbänkchen oder Knollengypsbänke eingelagert sind. So finden wir am Hausberg, in dem schon beschriebenen Wasserriß bei Wöllnitz, ferner am Kugelberg nach Gumperda hin und in dem Wasserriß zwischen Gumperda und Bibra mächtige Bänke von Knollengyps und Gypsschiefern eingelagert, die jedoch ebenso inkonstant sind, wie in der Zone unter der Rhizocoralliumbank, und in kurzer Entfernung durch Sandsteinbänkchen mit Wellenfurchen und Kochsalzwürfel ersetzt werden. Als ausgezeichnete Beispiele zwischen Gyps- und Sandsteinfacies sind die Aufschlüsse am Kugelberg auf der Seite nach Gumperda und Eichenberg, von Wöllnitz und Jenalöbnitz zu nennen.

Die durchschnittliche Mächtigkeit dieser Zone bis zu den ersten Mergeln und Sandsteinen des Mittleren Röths beträgt 3—4 m.

| | Katzelbruch bei Nebra a. d. Unstrut. | | Jenalöbnitz. |
|---|---|---|---|
| m | Rote Mergel des Mittleren Röths. | m | Rote Mergel des Mittleren Röths. |
| | Nicht aufgeschlossen. | | |
| | Nicht aufgeschlossen. | 4,00 | Graugrüne Mergel mit grauen Sandsteinbänkchen (bis 10 cm mächtig), die in mehreren Zonen stehen, mit Wellenfurchen, Trockenrissen, Kochsalzwürfeln. |
| | [Bei Laucha a. d. Unstrut: Rhizocoralliumbank.] | 0,40 | VIII. Horizont *h*. Rhizocoralliumbank. Sandige Dolomitbänke, z. T. quarzitisch mit Rh. jenense. |
| | Graugrüne Mergel, Muldenkern einer Falte. | 2,00 | Graugrüne Mergel. |
| ? | VII. Horizont *g*. Obere rote Sandsteinschiefer. | 0,70 | VII. Horizont *g*. Obere rote Sandsteinschiefer. |
| | ausgewalzt als Muldenschenkel. | | Wellenfurchen, Kochsalzwürfel. |
| ? | Graugrüne Mergel, ausgewalzt | 0,40 | Graugrüne Mergel. |
| 0,40 | VI. Horizont *f*. Muschelbreccie. | 0,55 | VI. Horizont *f*. Muschelbreccie. |
| | Grauer Dolomit und oolithische Muschelbreccie. | 0,45 | oben: Gypsschiefer. |
| | | 0,10 | unten: Dolomitbank. |
| 2,00 | Graugrüne Mergel. | 1,60 | Graugrüne Mergel. |
| 0,65 | V. Horizont *e*. Untere rote Sandsteinschiefer. | 0,80 | V. Horizont *e*. Untere rote Sandsteinschiefer. |
| | | | Wellenfurchen, Kochsalzwürfel. |
| | IV. Horizont *d*. | 0,25 | IV. Horizont *d*. |
| | fehlt; nur | | Rötlichgelbe und weiße quarzitische Sandsteinbänke mit Kriechspuren, Trockenrissen, Wellenfurchen. |
| 1,00 | Graugrüne und gelbe Mergel. | 0,60 | Graugrüne Mergel. |
| 1,00 | III. Horizont *c*. Sauriersandstein. | 0,60 | III. Horizont *c*. Sauriersandstein. |
| 0,60 | Graue thonig-sandige, glimmerhaltige Dolomitbänke mit braunen Sandsteinschmitzen. | | Oben harte graue, z. T. quarzitische Bänke. |
| 0,40 | Grauer zelliger Dolomit. | | Unten mürbe, graue und braune glimmerreiche Sandsteine. |

**Trockenrisse auf manchen Schnittflächen, Knochenreste, Lingula, Zweischaler.**
1,40 **Graugrüne Mergel.**

1,80 II. Horizont *b*. Tenuisbank.
**Blaugrauer, harter Dolomit mit splitterigem Bruch, z. T. zellig mit B. tenuis.**
Nicht aufgeschlossen.
Bei Prettiz 4,00 m graugrüne Mergel.

Unterer fossilfreier Gyps.

**Krügersche Ziegelei in Jena.**

Rote Mergel des Mittleren Röths.
Nicht aufgeschlossen.
Ackererde.
? Graugrüne Mergel.
0,20 Grauviolette quarzitische Sandsteinbänke.
1,50 Graugrüne Mergel.
0,10 VIII. Horizont *h*. Rhizocoralliumbank.
Grauer Dolomit mit Rh. jenense.
1,80 Graugrüne Mergel.

0,85 VII. Horizont *g*. Obere rote Sandsteinschiefer.
Wellenfurchen, Kochsalzwürfel.
0,35 Graugrüne Mergel.

Ueberall reich an Abdrücken von My. costata.
1,00 Graugrüne Mergel.
0,05 Graues thoniges Dolomitbänkchen mit Knochenresten, Schuppen, Zähnen.
2,50 Graugrüne Mergel.
0,10 II. Horizont *b*. Tenuisbank.
Grauer krystallinischer Dolomit, z. T. auffallend reich an Sterngypsen.
3,00 I. Horizont *a*.
Graugrüne Mergel.
Sandiges Dolomitbänkchen mit Sterngypsen.
Graugrüne Mergel, z. T. auffallend hellgrün.
Unterer fossilfreier Gyps.

**Hausberg, Südweg zur Wilhelmshöhe.**

Rote Mergel des Mittleren Röth.
? Graugrüne Mergel.
0,70—1,00 Bank mit rotem Knollengyps und
1,00 Quarzitbank.
1,65 Graugrüne Mergel mit mehreren dünnen sandigen Dolomitbänkchen.
0,12 VIII. Horizont *h*. Rhizocoralliumbank.
Graue Dolomitbank mit Rhizocorallium jenense.
0,20 Graugrüne Mergel.
1,60 Gypsschiefer, Knollengyps und Sandsteinbänke mit Wellenfurchen, unten Mergel.
0,65 VII. Horizont *g*. Obere rote Sandsteinschiefer.
Wellenfurchen, Kochsalzwürfel.
0,40 Graugrüne Mergel.

| m | |
|---|---|
| 0,50—0,55 | VI. Horizont *f*. Muschelbreccie. |
| | Oben: gelbe oolithische M., zersetzt. |
| | Unten: gelber Dolomit. |
| 1,25 | Graugrüne Mergel. |
| 0,90 | V. Horizont *e*. Untere rote Sandsteinschiefer. |
| | Wellenfurchen, Kochsalzwürfel. |
| 0,42 | IV. Horizont *d*. |
| | 0,04. Mürbes gelbes Sandsteinbänkchen. |
| | 0,12. Sandige Mergel. |
| | 0,07. Gelbe mürbe Sandsteinbänkchen. |
| | 0,13. Graugrüne Mergel. |
| | 0,13. Sandsteinbänkchen, quarzitisch mit Lingula tenuissima. |
| | In allen Bänken Trockenrisse u. Wellenfurchen. |
| 0,50 | Graugrüne sandige Mergel mit einzelnen Sandsteinbänkchen. |
| 0,52 | III. Horizont *c*. Sauriersandstein. |
| 0,17 | 17. Harte Sandsteinbank. |
| 0,35 | Mürbe glimmerreiche Sandsteinbänke. |
| | Reich an Abdrücken von My. costata. |
| 0,20 | Graugrüne Mergel. |
| 0,04 | **Graues thoniges Dolomitbänkchen mit Glimmerblättchen; Wellenfurchen.** |
| **2.65** | **Graugrüne Mergel.** |

| m | |
|---|---|
| 0,80 | VI. Horizont *f*. Muschelbreccie. |
| 0,25 | oben: schieferige gypshaltige oolithische M. mit Fasergyps. |
| 0,55 | unten: harte Bank, oben oolithische gypshaltige M., unten grauer geschichteter Dolomit. |
| 1,40 | Graugrüne Mergel. |
| 0,60 | V. Horizont *e*. Untere rote Sandsteinschiefer. |
| | Wellenfurchen, Kochsalzwürfel. |
| 1,05 | IV. Horizont *d*. |
| 0,55 | Gelbliche und weiße quarzitische Sandsteinbänke. |
| 0,50 | Graugrüne Mergel mit 3—4 quarzitischen Sandsteinbänken. |
| | Ueberall Trockenrisse und Wellenfurchen. |
| 0,45 | Graugrüne Mergel. |
| 0,60 | III. Horizont *c*. Sauriersandstein. |
| 0,35 | Oben harte, unten mürbe glimmerreiche Sandsteine. |
| 0,12 | Graue Mergel. |
| 0,10 | Graue quarzitische Bank. |
| | Ueberall reich an Abdrücken von My. costata; Knochenstücke und Schuppen. |
| ? | **Graugrüne Mergel, nur der oberste Teil aufgeschlossen.** |

| m | | m | |
|---|---|---|---|
| 0,27 | II. Horizont *b*. Tenuisbank.<br>0,07. Graue harte krystallinische Bank.<br>0,20. Gelbe thonige Dolomitbänke, in der Mitte krystallinisch.<br>Mit B. tenuis. | | II. Horizont *b*. Tenuisbank.<br>Nicht aufgeschlossen, nur zahlreiche Bruchstücke eines grauen krystallinischen Dolomits mit Gypslöchern. |
| | I. Horizont *a*.<br>Keine Dolomitbänke. | | I. Horizont *a*.<br>Nicht aufgeschlossen. |
| 4,00 bis 5,00 | Graugrüne Mergel, z. T. auffallend hellgrün im untern Niveau. | | |
| | Unterer fossilfreier Gyps. | | Unterer fossilfreier Gyps. |
| | **Drackendorf.** | | **Wasserriss nördl. v. Gumperda.** |
| | Rote Mergel des Mittleren Röth.<br>Nicht aufgeschlossen. | | Rote Mergel des mittleren Röth. |
| | | 3,50 bis 4,00 | Graugrüne Mergel mit dolomitischen Sandsteinbänkchen mit Wellenfurchen u. Trockenrissen. |
| 0,45 | VIII. Horizont *d*. Rhizocoralliumbank.<br>Grausandiger Dolomit mit sandigen bräunlichen Einlagerungen mit Rh. jenense. | 0,18 | VIII. Horizont *h*. Rhizocoralliumbank.<br>Grauer Dolomit mit Rh. jenense. |
| | Graugrüne Mergel, schlecht aufgeschlossen. | 1,80 | Graugrüne Mergel mit zahlreichen Sandsteinbänkchen. |
| | | 0,40 | Hellgraue grünliche, z. T. quarzitische Sandsteinbänke (à 5—10 cm) und Mergel. |
| ? | VII. Horizont *g*. Obere rote Sandsteinschiefer.<br>Schlecht aufgeschlossen. | 0,40 | VII. Horizont *g*. Obere rote Sandsteinschiefer.<br>Wellenfurchen, Trockenrisse, Kochsalzwürfel. |
| ? | Graugrüne Mergel.<br>Schlecht aufgeschlossen. | 0,20 | Graugrüne Mergel. |

| m | |
|---|---|
| 0,05—0,67 | VI. Horizont *f*. Muschelbreccie. |
| | Sehr wechselnde petrographische Beschaffenheit; oolithische Muschelbr. und Gypsschiefer oben, unten grauer z. T. oolithischer Dolomit. |
| ? | Graugrüne Mergel. |
| | Schlecht aufgeschlossen. |
| 0,50 | V. Horizont *e*. Untere rote Sandsteinschiefer. |
| | Wellenfurchen, Kochsalzwürfel. |
| 0,30 | IV. Horizont *d*. |
| | Rötlichgelbe und weiße quarzitische Sandsteine. Trockenrisse, Wellenfurchen. Lingula, Fischschuppen, Knochenstückchen. |
| 0,65 | Graugrüne Mergel. |
| 0,35 | III. Horizont *c*. Sauriersandstein. |
| 0,15 | Graue harte dolomitische Sandsteinbank. |
| 0,22 | Hell- und dunkelbraun geschichtete mürbe Sandsteinbänke. |
| | Reich an Abdrücken von Zweischalern. |
| 2,50 | Graugrüne Mergel. |
| —0,40 | II. Horizont *b*. Tenuisbank. |
| | Grauer krystallinischer Dolomit; petrefaktenreich; B. tenuis; z. T. Stromatoporidenfacies. |
| 4,59 | I. Horizont *a*. |
| | 200 (?) Graugrüne Mergel. |

| m | |
|---|---|
| 0,20 | VI. Horizont *f*. Muschelbreccie. |
| | Gelber Dolomit. |
| 1,25 | Graugrüne Mergel mit zahlreichen Sandsteinbänkchen und Trockenrissen. |
| 0,80 | V. Horizont *e*. Untere rote Sandsteinschiefer. |
| | Wellenfurchen. |
| 0,95 | IV. Horizont *d*. |
| | Wenig entwickelt; nur graugrüne Mergel mit dünnen mürben und quarzitischen Sandsteinbänkchen im untern Niveau; auch eine Kochsalzpseudomorphose in harten Mergeln. |
| 1,25 | Graugrüne Mergel, z. T. gelb u. kalkreich. |
| 0,50 | III. Horizont *c*. Sauriersandstein. |
| | Sandiger Dolomit mit Knochenstücken, Schuppen, Zweischalern. |
| | Mergel. |
| | Gelbe Sandsteine, z. T. quarzitisch, z. T. grau und glimmerreich. |
| 0,60 | Graugrüne Mergel. |
| 0,60 | II. Horizont *b*. Tenuisbank. |
| | Harter krystallinischer, grau und gelb gefärbter Dolomit. Petrefaktenreich, B. tenuis. |
| 3,30 | I. Horizont *a*. |
| | 0,60. Graugrüne Mergel. |
| | 0,40. Bank *β*. Gelber, grauer, thoniger, wenig krystallinischer Dolomit. |

Gypsknotenlöchern.
Graugrüne Mergel.

Untere fossilfreie Gypse.

**Kugelberg, Wasserriss nach Gumperda.**

Rote Mergel des Mittleren Röths.

1,80 Graugrüne Mergel.
0,40 Rote Knollengypsbank.
2,00 Mergel mit dünnen sandigen Dolomitbänkchen.
0,15 VIII. Horizont *h*. Rhizocoralliumbank.
0.20 Grauer Dolomit mit Rh. jenense.
2,00 Graugrüne Mergel.
Bänke von Knollengyps m. Mergelzwischenlagen.
0,50 VII. Horizont *g*. Obere rote Sandsteinschiefer.
Fehlt.

0,40 VI. Horizont *f*. Muschelbreccie.
Oben gypshaltige oolithische Muschelbreccie, unten grauer Dolomit.

1,40 Graugrüne Mergel.
0,50 V. Horizont *e*. Untere rote Sandsteinschiefer.
0,95 IV. Horizont *d*.
0,64. Dichter grauer Dolomit, petrefaktenreich.
0,26. Graue thonige Dolomitbänke und dolomitische Sandsteine.
0,05. Dünngeschichtet. mürb. Sandsteinbänkchen.

mit Gypsknoten.
1,50. Graugrüne Mergel, nur 1,50 m aufgeschlossen.

Gyps fehlt.

**Wasserriss südlich von Engerda.**

Rote Mergel des Mittleren Röths.
Nicht aufgeschlossen.
? Graugrüne Mergel.

0,09 VIII. Horizont *d*. Rhizocoralliumbank.
Grauer Dolomit mit Rh. jenense.
1,50 Graugrüne u. gelbe Merg., schlecht aufgeschloss.

0,90 VII. Horizont *g*. Obere rote Sandsteinschiefer.
Wellenfurchen, Trockenrisse. Zu oberst eine graugrüne Sandsteinbank.
Fehlt.

0,45(?) VI. Horizont *f*. Muschelbreccie.
0,30 ? oben: verwitterte oolithische M.
0,15. unten: grauer Dolomit, hell und dunkel geschichtet.

1,25 Graugrüne Mergel.
0,70 V. Horizont *e*. Untere rote Sandsteinschiefer.
1,15 IV. Horizont *d*.
0,10. Graugrüne Mergel.
1,00. Graue und gelbe Dolomite und Oolithe, petrefaktenreich.
0,05. Mürbes Sandsteinbänkchen.

| m | | m | |
|---|---|---|---|
| 0,80 | Graugrüne Mergel, z. T. gelb und kalkreich. Bänkchen mit Ganoidschuppen, Knochensplittern, Myoph. costata. | 0,60 | Graugrüne Mergel. |
| 0,55 | III. Horizont *c*. Sauriersandstein.<br>0,08. Graues dolomitisches Sandsteinbänkchen, reich an Fischschuppen.<br>0,22. Graue Mergel mit einzelnen Sandsteinbänkchen.<br>0,25. Graue und gelbe, z. T. quarzit. Sandsteine. Trockenrisse, Lingula. | 0,15 | III. Horizont *c*. Sauriersandstein.<br>0,10. Helle quarzitische Sandsteinbänkchen, Schichtflächen mit grünen glimmerreichen Mergeldeckenvoller Abdrücke von Zweischalern; Lingula in den Bänken selbst; zu oberst ein gelbes thoniges Bänkchen mit Fischschuppen.<br>0,05. Gelber sandiger Dolomit. |
| 0,70 | Graugrüne Mergel mit vereinzelten Sandsteinbänkchen. | 2,40 | Graugrüne Mergel. |
| 0,20 | II. Horizont *b*. Tenuisbank.<br>Grauer krystallinischer Dolomit mit braunen Flecken, von grauen löcherigen, sandigen Platten eingefaßt.<br>Petrefaktenreich. B. tenuis. | 0,15 | II. Horizont *b*. Tenuisbank.<br>Grauer krystallinischer dichter Dolomit, petrefaktenreich. B. tenuis. |
| 5,00 | I. Horizont *a*.<br>2,00 Graugrüne Mergel. | 10,75 | I. Horizont *a*.<br>1,40. Graugrüne Mergel.<br>0,28. Z. T. sandig-thoniger, z. T. harter krystallinischer Dolomit in mehreren Bänken = Bank *β*.<br>1,30. Graugrüne Mergel. |
| 0,10 | Bank *α*. Grauer, teils sandiger, teils krystallinischer Dolomit mit Gypsknoten. | | 0,27. Bank *α*. Hellgrauer, harter krystallinischer Dolomit in mehreren Bänken. Gypsknoten; z. T. sandig und glimmerreich. |
| | Graugrüne Mergel. | | 7,50 (?) Graugrüne Mergel, im untern Niveau mehrere Gypsbänke eingelagert. |
| | Unterer fossilfreier Gyps. | | Unterer fossilfreier Gyps. |

## Das Mittlere Röth.

Das Mittlere Röth, welches den oberen Teil der Zone der Myophoria costata bildet, steht in scharfem Gegensatz zu der unteren Abteilung. Haben wir bisher in den Mergeln und Dolomiten des Unteren Röths eine zwar formenarme, aber individuenreiche Fauna gefunden, so tritt mit den roten Mergeln des Mittleren Röths eine auffallende Petrefaktenarmut ein. Nur vereinzelte Abdrücke von Myophoria costata und unbedeutende Knochenreste in einigen Quarzitbänken deuten auf ein ärmliches Tierleben zu jener Zeit hin. Nur eine Ausnahme von dieser Regel, eine Dolomitbank mit einer eigentümlichen fremden Fauna, werden wir in den oberen Schichten der Ablagerung, und zwar auch nur an einer Stelle finden.

Bald über der Rhizocoralliumbank, meist die grünen Mergel derselben überschüttend, beginnen die monotonen roten Mergel, Sandsteinschiefer, Gypse, Quarzite mit Wellenfurchen, Trockenrissen, Steinsalzpseudomorphosen, welche in unaufhörlichem Wechsel aufeinanderfolgen. Trotz dieser Einförmigkeit des petrographischen Materials lassen sich doch mehrere konstante petrographische Horizonte im ganzen Saalethal, wie an der Unstrut verfolgen. Dieselben werden einerseits von Gypsmergeln, aus denen sich Knollen und Bänke von Gyps ausgeschieden haben, und welche sehr charakteristische Terrassen bilden, andererseits von hellen grauen bis grünlichen Quarzitbänken gebildet.

Behufs besserer Orientierung ist es zweckmäßig, das Mittlere Röth in 2 Etagen zu teilen, welche in den meisten Fällen topographisch gut zu trennen sind.

Die untere Abteilung nämlich bildet gewöhnlich einen sanften, mit Feldern bedeckten Abhang, der oft mit den grünen Mergeln über der Rhizocoralliumbank bereits beginnt. Dahinter erhebt sich dann plötzlich die obere Abteilung steil ansteigend. Infolge der sanften Böschung ist die Etage meist schlecht aufgeschlossen, so daß es nicht möglich ist, genaue vergleichende Profile von derselben zu geben. Soweit erkennbar, besteht dieselbe zum größten Teil aus roten Mergeln, welche im Gegensatz zu der oberen Abteilung sehr viel Sandsteinschiefer führen. Dieselben sind ebenfalls rot oder violett gefärbt, fein- bis mittelkörnig, dünnschieferig oder dünnbankig, im letzteren Falle dann gewöhnlich quarzitisch. Ihre Schichtflächen sind mit weißen Glimmerschüppchen übersäet und oft von Wellenfurchen durchzogen. Die inneren

Schichten schmiegen sich den äußeren Wellenbogen oft an, und es entsteht dann auf dem Querschnitt eine eigentümliche diskordante Struktur. Auf der Unterseite finden sich reichlich Steinsalzpseudomorphosen. Meist sind sie klein, etwa 5 mm groß, zuweilen erreichen die Würfel aber auch $1^1/_2$—2 cm Seitenlänge. Diese Sandsteinschichten scheinen im Osten in der Gegend nach Bürgel zu stärker entwickelt zu sein als im Westen und Süden bei Kahla und Engerda.

Außer den roten Sandsteinschiefern finden wir in den roten Mergeln der unteren Etage auch Schmitzen grüner Mergel und gelber Gypsmergel, Gypsschiefer von gelber, grünlicher, roter bis purpurroter Färbung, und alle diese in buntem Wechsel aufeinanderfolgenden Gesteine werden von zahllosen Fasergypsbändern durchschwärmt. Am besten kann man den mannigfaltigen und doch wiederum so einförmigen Aufbau der unteren Etage an der Nordseite des Roten Berges bei Göschwitz in einem Wasserriß erkennen, welchen die Straße nach Leutra durchquert.

Im oberen Niveau der unteren Etage findet sich, soweit die Aufschlüsse einen Einblick gestatten, ziemlich konstant eine Bank, welche aus unregelmäßigen Knollen von Gyps besteht. Wegen ihrer Härte und Masse bilden diese Knollengypse eine Terrasse. Bei Göschwitz, Engerda, in einem Aufschluß nördlich des Weges von Bibra nach Gumperda findet man sie ausgezeichnet entwickelt. Diese Knollengypsbänke sind ebenso zusammengesetzt, wie die der oberen Abteilung des Mittleren Röths, welche wir noch eingehend besprechen wollen, und ähnlich den Bänken, welche wir im Unteren Röth bereits unter und über der Rhizocoralliumbank finden; doch sind letztere weit einfacher zusammengesetzt. Die folgende Beschreibung der Knollengypsterrassen paßt auf alle derartigen Terrassen des Mittleren Röths. Aus gelblichen bis grünlichen Gypsmergelbänken haben sich rundliche Knollen von Gyps mit radialstrahliger Anordnung der Aggregate ausgeschieden. Dieselben besitzen Haselnuß- bis Kopfgröße, doch überwiegen die letzteren in den großen Terrassen, während die kleineren Knollen unbedeutende Einlagerungen in die Mergel bilden. Ihre Farbe ist gelblich, grünlich, oft aber auch lebhaft rot gefärbt. Zwischen die Gypsmergel mit den Knollengypsen sind innerhalb einer Terrasse meist rote Mergel eingelagert, ferner Sandsteinbänkchen, die oft quarzitisch sind, und deren Oberfläche häufig mit ausgezeichneten Wellenfurchen bedeckt ist. Gypsschiefer und dicke Fasergypsbänke

nehmen oft einen beträchtlichen Anteil an der Zusammensetzung der Terrassen.

In die roten Mergel der unteren Etage sind in höherem Niveau zuweilen Quarzitbänke eingelagert, wie sie für die obere Abteilung des Mittleren Röths charakteristisch sind. Eine solche, ungewöhnlich mächtig entwickelte Quarzitbank findet sich nördlich und südlich von Gumperda. Es ist dieses die „Hornsteinschicht", welche SCHMID vom Kugelberg beschreibt und welche den Boden des Plateaus bildet, über welches der Fahrweg von Eichenberg nach Zweifelbach führt (Erläuterungen zum Blatt Cahla, S. 5). Es ist eine 10—12 cm starke, dünn geschichtete, splitterig brechende Bank, welche längs den Schichtflächen eigentümliche feine Löcher auf dem Querschnitt zeigt.

Vielleicht entspräche es mehr den natürlichen Verhältnissen, die untere Abteilung mit der Knollengypsterrasse enden zu lassen, praktischer dürfte es jedoch sein, die Grenze gegen die obere Etage erst an der ersten konstanten Quarzitbank zu ziehen; denn erst von hier an beginnt der Steilabhang und damit die guten Aufschlüsse. Die Knollengypsterrasse ist zu selten scharf bestimmbar, als daß sie als Grenze zwischen den beiden Etagen brauchbar wäre. Die Mächtigkeit der unteren Etage von den grünen Mergeln des Unteren Röths bis zur ersten konstanten Quarzitbank der oberen Abteilung wechselt nicht unbeträchtlich. In der Gegend zwischen Jena und Bürgel beträgt sie etwa 15 m, bei Drackendorf und Göschwitz etwa 30 m und fällt in der Gegend von Gumperda und Engerda wieder auf 20 m herab.

Mit der oberen Etage des Mittleren Röths beginnt der Steilabhang. Gewöhnlich finden wir unter der ersten konstanten Quarzitbank noch 2—3 m roter Mergel, welche gleichfalls schon einen steilen Böschungswinkel besitzen. Die Abhänge, welche diese Abteilung zusammen mit dem Oberen Röth bildet, und an welche sich noch steiler aufsteigend der Wall des Muschelkalkes anschließt, verleihen an den Stellen, wo sie breit aufgeschlossen sind, der Landschaft einen eigentümlichen Charakter. Unbebaut, nur von niedrigen Kiefern und Gestrüpp spärlich bewachsen, erheben sich die grellen roten Mergelwände, welche einerseits durch die vorspringenden Gypsterrassen und die lebhaft grünen Mergelbänder, andererseits durch die reichverzweigten tiefen Schluchten Abwechselung und Farbenreichtum erhalten. In eigentümlichem Gegensatz zu dieser farbenreichen Zone erhebt sich darüber die monotone gelbgraue Masse des Muschelkalks. Diese Schilderung

paßt freilich nur auf diejenigen Stellen, wo gute Aufschlüsse bestehen, und gerade das Saalethal bei Jena ist arm an solchen Stellen. Hier gehen die Felder fast bis zum Muschelkalk hinauf, und die Ausläufer des Jenzigs und Hausbergs geben nur ein schwaches Bild von der Eigentümlichkeit und den Farben der Mergel des Mittleren Röths. Der Rote Berg bei Göschwitz, die Umgebung von Großlöbichau und Jenalöbnitz, von Gumperda und Engerda sind dagegen reich an Aufschlüssen in dieser Zone. Die obere Abteilung des Mittleren Röths wird gegen das Obere durch eine konstant auftretende Terrasse aus Knollengyps abgeschlossen und durch eine zweite Terrasse in zwei mehr oder weniger gleiche Hälften geteilt. Nur im Süden bei Engerda ist die untere Hälfte bedeutend mächtiger als die obere. Die petrographische Beschaffenheit der Terrassen ist bereits oben beschrieben worden. Sie bilden, wie man an den durchstreichenden Linien vielfach auf weite Strecken hin erkennen kann, zusammenhängende Horizonte trotz den zuweilen nicht unbedeutenden Schwankungen ihrer gegenseitigen Abstände. Die Terrassen selbst sind im Durchschnitt 2—3 m mächtig. Der Teil unter der ersten Terrasse beträgt 9—12 m, der darüber liegende Teil gewöhnlich etwas mehr. Nur bei Engerda ist das Verhältnis 17,28 m : 5,00 m. Näheres ergeben die mitgeteilten Profile. Die Gesammtmächtigkeit dieser oberen Etage beträgt durchschnittlich 20 m.

Zwischen den genannten Terrassen aus Knollengyps liegen nun im wesentlichen rote Mergel, in welche mehr oder weniger Sandsteinschieferlagen, Bänder aus Fasergyps, unbedeutende Knollengypsbänkchen, grüne Mergelschmitzen, besonders aber auffallend gefärbte Q u a r z i t b ä n k e eingelagert sind. Diese Quarzitbänke sind gerade für die obere Abteilung des Mittleren Röths charakteristisch. In der unteren erreichen sie nur ausnahmsweise bedeutendere Mächtigkeit, im Oberen Röth fehlen sie überhaupt. Die Bänke sind 5, 10, 20 cm mächtig und bestehen in vollkommenster Ausbildung aus einem harten, splitterig brechenden Quarzit. Meist sind sie jedoch als quarzitische Sandsteine ausgebildet. Ihre Farbe ist hell rosa, weißlich bis grünlichweiß. Sie enthalten, namentlich die weniger quarzitischen Bänke, Schmitzen und Bänder grüner thoniger Letten. Oft zerfällt eine solche Bank in mehrere Bänkchen, welche durch grüne Mergel getrennt sind. Diese petrographischen Abweichungen sind nicht für bestimmte Bänke charakteristisch, sondern können sich an ein und derselben finden. Fast durchweg sind in ihnen Wellenfurchen und Trocken-

risse nachzuweisen und oft enthalten sie Myophoria costata und Knochenstücke nebst Fischschuppen. Die Myophorien sind durchweg nur als schlechte Abdrücke erhalten, und es wäre für unsere Gegend wenigstens durchaus willkürlich, sie von der Myophoria costata als Myophoria Fritschi (PROESCHOLDT, Über den Buntsandstein etc., Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft, 1887) zu trennen.

Auffallend und unerklärlich ist aber der Umstand, daß die Quarzite stets und ständig in hellgrüne Mergel eingebettet sind. Indem die Quarzite sandiger werden, gehen sie oben und unten in die grünen Mergel über. Die Grenze der grünen Mergel gegen die roten verläuft keineswegs parallel der Schichtung, sondern ungleichmäßig, und rote und grüne Mergel greifen oft zapfenförmig ineinander. Ein chemischer Prozeß muß auf die grünen Mergel eingewirkt haben. Es macht den Eindruck, als hätten die Quarzitbänke auf ihre Umgebung einen desoxydierenden Einfluß ausgeübt.

Mehrere der Quarzitbänke sind sehr konstant im ganzen Saalethal verbreitet. Besonders sind es zwei Bänke, mit welchen die obere Etage des Mittleren Röths beginnt und welche durch 1,00 bis 1,50 m grüner Mergel getrennt werden. Die obere der beiden zerfällt in der Gegend von Großlöbichau in zwei durch Mergel getrennte Teile. Eine dritte Quarzitbank ist in etwas höherem Niveau unter der ersten Terrasse in dem Gebiet von Drackendorf bis Jenalöbnitz gut entwickelt, fehlt aber auch in dem südlichen Gebiet nicht. Die Quarzite zwischen den beiden Terrassen sind weniger konstant und mächtig entwickelt. Dafür sind aber in diesem Niveau an mehreren Punkten Dolomitbänke eingelagert, welche interessante Petrefakten führen. Am östlichen Abfall des Plateaus nördlich von Großlöbichau finden wir 3 Bänke, deren Beschaffenheit und Verbreitung wir jetzt besprechen wollen.

Die untere Bank liegt etwa 2 m über der ersten Terrasse. Sie ist 20 cm mächtig und besteht aus einem grauen thonigen Dolomit mit vereinzelten Kügelchen aus Malachit. Einzelne Lagen der Bank sind auf dem Querbruch porös und zerfressen, und wenn man diese Schichten spaltet, findet man die Flächen mit kleinen, $1/2$—1 cm großen Steinkernen eines Zweischalers übersäet. Es sind das die Muscheln, welche Herr WAGNER mit Myacites subundatus SCHAUR. vergleicht. Obwohl die Richtigkeit dieser Angabe in Frage gestellt werden könnte, so mag doch vorläufig diese Bezeichnung für den Zweischaler beibehalten werden, da der

Erhaltungszustand eine genaue Bestimmung des Genus nicht zuläßt. Übrigens lassen sich der äußeren Form nach mehrere Species unterscheiden. Neben diesen Zweischalern kommt auch Myophoria costata vereinzelt vor. Was die horizontale Verbreitung dieser Bank betrifft, so scheint sie nur beschränkt zu sein. Am Dorlberg läßt sie sich nicht mehr nachweisen, ebensowenig am Westabhang des Jenzigs; dagegen ist sie bei Kunitz am Wege auf die Burg vorhanden und, soweit man aus der Zahl und Größe der Bruchstücke Schlüsse ziehen kann, sogar mächtig entwickelt.

Die zweite Bank liegt bei Großlöbichau 1,50 m über der vorigen. Sie ist etwa 12 cm mächtig und besteht aus einem grauen, harten, dolomitischem Quarzit, welcher stellenweise porös ist und nur wenig Petrefakten enthält. Undeutliche Zweischaler und Knochenreste sind nicht selten; ein kleiner Zahn mit 3 Leisten von 7,5 mm Länge stammt aus dieser Bank. Am Dorlberg und bei Jenalöbnitz ist dieser Horizont gleichfalls entwickelt, während er sich am Jenzig und bei Kunitz, den westlichen Abhängen des Hufeisens, nicht mehr nachweisen läßt.

Die dritte Bank ist die wichtigste und interessanteste. Sie liegt bei Großlöbichau 2,60 m über der vorigen und 2,50 m unter der zweiten Gypsterrasse, am Dorlberg sind die Abstände bedeutender. Außerdem läßt sie sich am Jenzig in vereinzelten Bruchstücken nachweisen. Sie besteht aus einem grauen Dolomit, welcher stellenweise porös ist. Die porösen Lagen sind petrefaktenhaltig. Große und lange Abdrücke von Zweischalern — Gervillien oder Modiolen — sind häufig; Gervillia costata und Myophoria cfr. ovata lassen sich sicher bestimmen. Auch Myoconchen unbekannter Art und die schon früher beschriebenen Myacites-ähnlichen, kleinen Muscheln sind nicht selten, desgleichen Knochenstücke, wie Rippenfragmente, ferner Fischschuppen und Placodus-ähnliche Zähne. Was die Bank aber auszeichnet und interessant macht, ist das gemeinsame Vorkommen von Myophoria costata und vulgaris.

Wenn also das Untere und Mittlere Röth als Zone der Myophoria costata dem Oberen Röth als der Zone der Myophoria vulgaris gegenübergestellt worden ist, so ist die Trennung beider Formen doch nicht so scharf durchzuführen, vielmehr tritt die Muschelkalkmyophoria noch in das Gebiet der costata ein, während letztere in unserm Gebiet noch nirgends über der zweiten Gypsterrasse, wo die vulgaris zu herrschen beginnt, aufgefunden worden ist.

Bevor wir das Mittlere Röth verlassen, will ich noch eine Bemerkung über die Ausbildung desselben im Westen des Saale-

thals bei Blankenhain und im Norden an der Unstrut folgen lassen. In beiden Gegenden habe ich es nur bei einmaligem Besuch kennen gelernt. Bei Blankenhain ist das Untere Röth nicht aufgeschlossen, das Mittlere besteht ausschließlich aus roten Mergeln mit zahlreichen Quarzitbänken, die, wie im Saalethal, in grünen Mergeln liegen. Die Gypsterrassen fehlen vollkommen, und Fasergyps ist nur spärlich ausgeschieden, eine Grenze gegen das Obere Röth läßt sich nicht scharf ziehen.

Im Unstrutthal, wo ich das Mittlere Röth bei Kirchscheidungen kennen lernte, finden wir fast dieselbe Ausbildungsweise, wie im Saalethal. Die roten Mergel sind stellenweise von Fasergypsbändern netzartig, engmaschig durchflochten derart, daß die Mergel gegen ihre sonstige Gewohnheit in Wasserrissen fast senkrechte Wände bilden. Sehr schön kann man hier oft den desoxydierenden Einfluß des Gypses auf die Mergel beobachten, welche den Gypsbändern entlang hellgrün verfärbt sind. SPEYER giebt in den Erläuterungen zu den Blättern Freiburg, Bibra und Querfurt an, daß sich in jenem Gebiet drei Gypslager verfolgen ließen. Das unterste ist das Gypsflötz über dem Mittleren Buntsandstein, die beiden anderen dagegen liegen im Mittleren Röth und bestehen aus Gypsknollen in Gypsmergeln und sind genau so zusammengesetzt, wie die analogen Terrassen im Saalethal. Denn auch hier bilden die Knollengypse massige Terrassen. Ob die Terrassen an der Unstrut mit denen im jenaischen Röth zusammenhängen, muß dahingestellt bleiben. Jedenfalls bildet die obere hier wie dort die Grenze zwischen Oberem und Mittlerem Röth, und die Lage der unteren Terrasse paßt gleichfalls auf die Terrasse I bei Jena. Die Quarzitbänke gehen auch an der Unstrut nicht über die obere Terrasse hinaus und sind hauptsächlich unter der unteren entwickelt.

## Das Obere Röth.

Das Obere Röth weicht in vieler Hinsicht von dem Mittleren ab und nähert sich dem Unteren Muschelkalk. Es nimmt eine Mittelstellung zwischen beiden ein. In seinem unteren Niveau gleicht es noch dem Mittleren Röth und besteht vorwiegend aus roten Mergeln mit Fasergyps-, Gypsschiefer- und Sandsteineinlagerungen; doch fehlen stets Quarzite mit hellgrünen Mergeln. Nach der Mitte zu nehmen die genannten Gesteine eine mehr grauviolette Färbung an, und Einlagerungen graugrüner Mergel, welche im untersten Niveau nur unbedeutend entwickelt sind, treten mehr

und mehr hervor und bilden in der oberen Hälfte die Hauptmasse des Oberen Röths. Sie enthalten mehrere Dolomitbänke mit zahlreichen Petrefakten. Violette Mergel, Sandsteine und Gypsschiefer treten aber auch in diesem hohen Niveau noch auf, und eine Gypsschieferbank, die man ziemlich konstant findet, kann man als die oberste Grenze des Oberen Röths ansehen; denn es folgen darüber graugrüne Mergel, welche allmählich kalkreicher werden und eine gelblichgraue Farbe annehmen. Je weiter nach oben, um so häufiger und mächtiger werden die Einlagerungen von Kalksteinbänken. An manchen Punkten, wie namentlich in der Umgegend von Engerda, fehlt die oberste Gypsschieferbank, statt dessen findet man aber eine schmutzig-graugrüne, mittelkörnige, z. T. quarzitische Sandsteinbank; die vielleicht ein Äquivalent der Gypsschiefer vorstellt. Wo auch diese Sandsteinbank fehlt, läßt sich die Grenze gegen den Muschelkalk nicht scharf ziehen.

Was die Mächtigkeit des Oberen Röths betrifft, so beträgt dieselbe von der Terrasse II bis zu der obersten Gypsschieferbank, resp. Sandsteinbank im Durchschnitt 10 m. Nur ausnahmsweise geht sie auf 6,58 m herab, wie bei Engerda.

Der interessanteste Bestandteil des Oberen Röths sind seine Dolomitbänke, welche in die graugrünen Mergel eingelagert sind und die wir nun besprechen wollen. Gehen wir vom Roten Berg bei Göschwitz aus, wo die Bänke am vollständigsten entwickelt sind.

Etwa 1,50 m über der Gypsterrasse, welche das Mittlere Röth abschließt, liegt eine 10 cm mächtige, graue Dolomitbank, welche Knochenstücke, Fischschuppen und Zähne enthält. Während sie nach Süden zu nicht weiter entwickelt zu sein scheint, ist sie an der Göschwitzer Fabrik und bei Drackendorf gut ausgebildet. An dem letzteren Punkt ist sie gypshaltig und zeigt auf den ausgewitterten Flächen kleine Kügelchen von etwa 0,5 mm Durchmesser; dazwischen liegen größere, eckige Stückchen zerbrochener Muschelschalen und kleine, 2—4 mm große Gastropoden mit steil gewundenem Gehäuse. Diese Ausbildungsweise erinnert an die Muschelbreccie des Unteren Röths. Am Hausberg, Jenzig und bei Kunitz, wo nur mangelhafte Aufschlüsse bestehen, läßt sich der Dolomit nicht nachweisen, wohl aber ist er am Ostabhang des Plateaus bei Großlöbichau, am Dorlberg und bei Jenalöbnitz vorhanden und enthält kleine, glatte Zweischaler von Myacitesform.

Die zweite Dolomitbank am Roten Berge liegt in einer Zone graugrüner Mergel, welche selbst wiederum in violette Mergel eingelagert sind. Sie besteht aus grauem, thonigem Dolomit und

ist 10—15 cm mächtig. Sie ist durch ihren Reichtum an Gastropoden ausgezeichnet und dürfte daher passend als Gastropodenbank bezeichnet werden. Die Gastropoden sind Turbonilla-ähnliche Formen mit steil gewundenem Gehäuse und erreichen 1—2 cm Höhe; auch kleine Natica-Arten kommen vor. In großer Anzahl liegen neben den Gastropoden Zweischaler von Myacitesform, die jedoch größer und flacher als die kleinen Muscheln des Mittleren Röths sind. Sie werden 2—2,5 cm lang. Gegen die genannten Petrefakten treten die folgenden, Myophoria vulgaris, Modiola hirudiniformis und Gervillia mytiloides, etwas zurück. Kleine, bohnenförmige Kügelchen, welche über die Schichtflächen zerstreut sind, erinnern an Estheria.

Was die Verbreitung dieses Horizontes betrifft, so läßt sich die Dolomitbank nirgends weiter nachweisen. Sogar an der Göschwitzer Fabrik scheint sie zu fehlen. Dagegen ist die Zone graugrüner Mergel, in welchen die Bank liegt, nach Norden wie nach Süden zu verfolgen. Bei Gumperda nordwestlich vom Dorf und am Kugelberg enthalten dieselben ein graues, braun geflecktes Dolomitbänkchen, welches stellenweise wohl infolge der Resorption von Muschelschalen porös ist und Knochenstücke, Fischschuppen und undeutliche Zweischaler enthält.

Über dieser Dolomitbank und den dazu gehörigen Mergeln folgt dann noch eine Zone violetter und darüber wiederum graugrüner Mergel, in welche eine petrefaktenreiche Dolomitbank eingelagert ist, die petrefaktenreichste des Oberen Röths. Ihr Abstand von der Gastropodenbank beträgt am Roten Berge bei Göschwitz etwa 2,80 m. Im Wasserriß der Göschwitzer Fabrik gegenüber ist die Bank 50 cm stark, am Roten Berg ist ihre Mächtigkeit nicht genau zu messen, dürfte aber geringer sein. Es ist ein harter, grauer bis gelblich-weißer Dolomit, welcher von Versteinerungen besonders Myophoria vulgaris massenhaft führt und daher passend Vulgarisdolomit genannt werden kann. Daneben finden sich überall folgende Petrefakten:

Myophoria cfr. ovata Bronn.
Gervillia costata Quen.
Modiola hirudiniformis v. Schaur.
Monotis Albertii Goldf.
Ostrea ostracina v. Schloth. sp.
Myoconcha gastrochaena v. Dunk. sp.
Myacites.
Gastropoden.
Zahlreiche Knochenfragmente.

Gervillia socialis ist nicht mit Sicherheit nachzuweisen, desgleichen fehlt jede Spur von Cephalopoden; doch würde es keineswegs auffallend sein, sollten noch Beneckeia Buchi-ähnliche Formen gefunden werden. Was die Verbreitung dieser Bank betrifft, so ist sie im Norden von Göschwitz überall vorhanden, erreicht sogar bei Großlöbichau die bedeutende Mächtigkeit von 1 m, während sie gewöhnlich nur 20 cm stark ist. Bei Dornburg, wo das Röth unter den Cölestinschichten fast an der Sohle des Saalethals verschwindet, ist die Bank typisch entwickelt und von Herrn Wagner in seiner Arbeit über den Buntsandstein und Muschelkalk bei Jena bereits beschrieben worden. Bei Zwätzen, am Eingang in das Rosenthal hat Herr Wagner aus dieser Bank eine reiche Sammlung von Saurierknochen zusammengebracht. Es sind wohlerhaltene Wirbel, Rippen und Schulterblätter, wahrscheinlich von Nothosaurus.

Im Süden von Göschwitz läßt sich die Bank gleichfalls bei Mana, Gumperda, am Kugelberg nachweisen und erreicht südwestlich von Engerda eine bedeutende Mächtigkeit von vielleicht 1 m, keilt sich aber nach Nordosten rasch aus, so daß sie nordöstlich vom Dorfe fehlt. Weiter nach Osten zu stellt sie sich wieder ein. Bei Rödelwitz ist sie bereits wieder entwickelt, und an dem östlichen Ausläufer des Muschelkalkplateaus nach Orlamünde zu hat sie wieder ihre typische Ausbildung und durchschnittliche Mächtigkeit erreicht.

In der Gegend von Blankenhain ist das Obere Röth, da keine Gypsterrassen entwickelt sind, nicht scharf von dem Mittleren zu trennen. Nördlich von dem Vorwerk Egendorf, im Osten von Blankenhain, sehen wir, daß nach oben in den roten Mergeln graugrüne auftreten, in welchen wir eine Bank eingelagert finden. Dieselbe ist 30 cm stark und besteht unten aus graubraunen, feingeschichteten Sandsteinbänkchen, oben aus grauem, thonigem Dolomit. Sie enthält Myophoria vulgaris und kleine Zweischaler. Darüber folgen graugrüne Mergel, in welche noch einmal rote eingelagert sind. 3,50 m über der unteren Bank finden wir eine zweite Dolomitbank, welche etwa 20 cm mächtig ist. Sie besteht aus hellem, gelblichweißem Dolomit, der in einzelnen Lagen infolge der Resorption von Muschelschalen löcherig ist. Die hauptsächlichsten Petrefakten sind Myophoria vulgaris und andere Zweischaler, wie wir sie in der Vulgarisbank des Saalethals finden. Petrefaktenführung, wie petrographische Beschaffenheit machen es sehr wahrscheinlich, daß diese Bank mit dem Vulgarisdolomit identisch ist. Wenige Centimeter unter diesem Dolomit findet sich ein etwa 5 cm starkes

Dolomitbänkchen, welches gleichfalls Myophoria vulgaris führt. Nach Westen hin scheint sich die obere Bank schnell auszukeilen; denn an der Straße von Blankenhain nach Magdala finden wir nur noch den unteren grauen Dolomit. Über den Dolomiten folgen dann noch graugrüne Mergel, in welche rote ungeschichtete Sandsteinbänkchen und graue bis violette quarzitische Bänkchen mit Wellenfurchen eingelagert sind. Mit diesen Sandsteinfurchen kann man das Obere Röth abschließen, denn es folgen ferner nur noch graue Mergel, welche schnell kalkreicher werden, und in welchen bald die Kalksteinbänke der Cölestinschichten auftreten. Im wesentlichen stimmt also das Obere Röth bei Blankenhain mit dem im Saalethal überein.

Das Obere Röth bei Kirchscheidungen an der Unstrut beginnt über der zweiten Gypsterrasse, welche, wie wir gesehen haben, ähnlich der im Saalethal entwickelt ist. Etwa 2 m über der Gypsterrasse liegt eine graue, harte, krystallinische Dolomitbank, welche Knochenstücke enthält und etwa 10 cm stark ist. Dieser Dolomit erinnert seiner petrographischen Beschaffenheit nach an die Bank, welche man in der gleichen Höhe bei Göschwitz u. a. O. über der oberen Gypsterrasse findet. Bei Kirchscheidungen sind über und unter der Bank noch Knollengypse ausgeschieden. Darüber folgen rote und graugrüne Mergel, und etwa 4 m über dem letzten Knollengyps liegt in grauen Mergeln eine Dolomitbank, die Myophoria vulgaris führt und in petrographischer Hinsicht der Vulgarisbank ähnelt. Doch ist die Bank, an dieser Stelle wenigstens, nicht so petrefaktenreich. Über der Dolomitbank folgen dann noch graugrüne Mergel, welche bald kalkreicher werden. Eine Überschüttung mit Kalktrümmern hindert, die weitere Entwickelung zu verfolgen. Die Gesamtmächtigkeit des Oberen Röths ist in diesem Aufschluß auf etwa 10 m zu schätzen. Muß es auch dahingestellt bleiben, ob die Dolomite des Oberen Röths bei Kirchscheidungen mit denen im Saalethal in Zusammenhang zu bringen sind, so zeigt doch der Charakter des Oberen Röths, als einer Übergangsbildung zwischen Röth und Muschelkalk, ferner seine petrographische Zusammensetzung und die Fauna der Bänke in beiden Gebieten große Übereinstimmung.

Die Cölestinschichten, welche Schmid zum Muschelkalk gestellt hat und ohne Zweifel ihrer Fauna nach auch zu demselben gehören, bestehen, wie bekannt, aus grauen bis gelblichen Kalkmergeln, in welche mehr oder weniger mächtige Kalkbänke, welche die Muschelkalkfauna beherbergen, eingelagert sind. Diese

Zone ist nur sehr selten aufgeschlossen. Bei Dornburg, unterhalb der Schlösser, ist an der Straße ein vorzüglicher Aufschluß vorhanden. Hier sieht man noch den obersten Teil des Röths mit der Vulgarisbank auftauchen; Gypsschiefer schließen das Röth ab, und darüber folgen graugrüne, dann graue und gelblichgraue Kalkmergel, in welchen einige Meter höher die Kalkbänke beginnen und die ganze Etage hinauf in großer Zahl sich übereinanderreihen. Ungemein scharf tritt über den grauen Mergeln und Kalkbänken plötzlich die gelbe, geschlossene Masse des Wellenkalkes hervor, welcher bei seiner größeren Widerstandsfähigkeit gegen die Verwitterung breit über die leichter zerstörbaren Mergel der Cölestinschichten vorspringt. Jeder würde auf den ersten Blick die Formationsgrenze hierhin verlegen und nicht zwischen Oberes Röth und Cölestinschichten.

Wir werden noch später auf die Cölestinschichten und ihr Verhältnis zum Muschelkalk einerseits und andererseits zum Röth mehrfach zurückkommen müssen, mit dessen unterster Stufe sie manche Ähnlichkeit aufweisen.

Wer die Angaben Schmid's über das Röth im Saalethal in den Erläuterungen zur geologischen Spezialkarte mit der vorliegenden Arbeit vergleicht, wird viele Abweichungen finden. So sagt z. B. Schmid von den Dolomiten des Unteren Röths (Blatt Jena, p. 7): „Diese Dolomite sind in der Umgebung Jenas nur in den unteren Röth-Mergeln als stärkere Bänke eingelagert, welche eine Fülle von organischen Überresten, namentlich Rhizocorallium jenense und Myophoria costata, einschließen. Man bezeichnet sie deshalb wohl auch passend als Rhizocorallium- oder Myophoriendolomite." Vom Kugelberg erwähnt er sogar „6 Rhizocoralliumdolomite", während, wie wir gesehen, überall nur eine vorhanden ist. Von Bockedra sagt Schmid (Blatt Cahla, p. 4): „zu unterst lagern an den meisten Stellen lichtgraue Letten und Mergel, denen bei Bockedra eine über 1 Fuß (30 cm) starke Dolomitbank untergeordnet ist, reich an Versteinerungen, namentlich großen Gervillien (G. socialis nahestehend) und Röth-Myophorien (M. costata), aber ohne Schwämme (Rhizocorallium jenense), hierauf folgt bei Drackendorf, Bockedra, zwischen Altenberga und Greuda und südlich Gumperda das Haupt-Gypsflötz." Diese Angaben beruhen auf einem Versehen; denn an allen den genannten Punkten liegt der Gyps auf dem Buntsandstein, und der Dolomit von Bockedra liegt nicht unter dem Gyps, sondern darüber. Es ist die Tenuisbank, welche daselbst in genau

derselben Ausbildung, wie am Hausberg entwickelt ist. Ganz entgegen dem Texte ist die Einzeichnung des Gypses auf der Karte bei Drackendorf und Bockedra richtig, bei Altenberga und am Kugelberg jedoch entsprechend dem Texte unrichtig. Am Kugelberg zeichnet SCHMID Gyps in höherem Niveau ein mit der Bemerkung (Blatt Cahla, p. 5): „Die obersten Röthmergel bieten am Abhange des Kugelbergs gegen Gumperda noch ein schwaches, beschränktes Gypsflötz dar, oder vielmehr ein Gypsmergelflötz, d. h. eine Wechsellagerung von Gypsschiefer und Mergelschiefer.“ Dieses Gypsmergelflötz ist aber nichts anderes als die beiden Terrassen, welche sich überall finden. Dieses als Beispiele der Abweichungen in den Angaben SCHMID's und der vorliegenden Arbeit. Man könnte sie leicht noch vermehren.

Es soll jetzt noch eine Übersicht über das Röth im übrigen Thüringen und in Hessen gegeben werden und an der Hand der Litteratur, welche im wesentlichen aus den Erläuterungen zur geologischen Spezialkarte Preußens und der Thüringischen Staaten besteht, versucht werden, dasselbe mit dem Röth im Saalethal zu vergleichen.

Da SCHMID auf den Sektionen des Saalethals keine Gliederung im Röth durchgeführt hat, so wird es gewiß nicht auffallen, wenn er von den benachbarten Sektionen, welche er kartiert hat und welche in der vorliegenden Arbeit nicht in das Bereich der Untersuchung gezogen sind, keine erkennbare Gliederung giebt, zumal auf jenen Blättern das Röth nur wenig aufgeschlossen zu sein scheint. Es sind dies die Sektionen Kranichfeld, Osthausen, Roda, Eisenberg, Camburg, Naumburg, Osterfeld, Eckartsberga, Buttstädt.

Auf dem Blatte Saalfeld ist das Röth nach ZIMMERMANN nur 38—45 m, östlich sogar nur 28 m mächtig und besteht der Hauptmasse nach aus bunten Mergeln und Letten von dunkelroter oder grauer Farbe; untergeordnet sind Einlagerungen von Sandstein, Dolomit und Gyps. So finden sich z. B. an zwei Punkten im untersten Röth grünlichgraue Sandsteinbänke mit Myophoria costata und in höherem Niveau eine Einlagerung eines grauen kavernösen Dolomits mit Steinkernen von Myophoria costata. Hoch oben liegt im Röth ein Gypsflötz. Aus diesen Angaben läßt sich nichts entnehmen, was für eine Gliederung, wie sie nur wenige Meilen nördlich vorhanden ist, spräche, und ich selbst habe leider jene Gegend nicht untersucht und kann daher nicht sagen, ob die angeführten Bänke mit Horizonten aus dem Norden in Zusammen-

hang gebracht werden können. Seiner geringen Mächtigkeit nach zu urteilen, scheint das Röth hier bereits sehr reduziert zu sein, auch sind Aufschlüsse auf jener Sektion, wo oft das ganze Röth von Muschelkalktrümmern bedeckt ist, nur selten.

Gehen wir nun zu den Sektionen über, welche Speyer kartiert hat, und welche von der Unstrut bis nach Eisleben und Wettin heraufgehen. Das Röth auf den südlichsten Sektionen Freiberg, Bibra und Querfurt haben wir bereits kennen gelernt und gesehen, daß es nicht nur in großen Zügen', sondern teilweise sogar im Detail mit dem bei Jena übereinstimmt.

Auf dem Blatt Schafstädt ist das Röth nur bei Ober-Clobicau im Kontakt mit dem Mittleren Buntsandstein aufgeschlossen, und zwar 2,10 m grüner Mergel, die glimmerreich sind und lose Gypskrystalle enthalten. Darüber folgt sogleich Tertiär und Diluvium. Hier ist also das Röth bis auf geringe Reste abradiert. Die frühere Anwesenheit von Rhizocoralliumdolomit wird durch Findlinge desselben bewiesen. Bei Eichstedt liegen unter dem Wellenkalk rote und graugrüne Mergel.

Bei Schraplau bildet das Röth eine schmale Umsäumung des Unteren Wellenkalks, die aus glimmerreichen grünlichen und rötlichen Schieferletten besteht ohne jegliche Spur eingelagerten Gypses. Gegen den Mittleren Buntsandstein zu sind die „Myophoriendolomite" entwickelt.

Bei Eisleben ist das Röth nur wenig aufgeschlossen und besteht im wesentlichen aus roten und grünlichen Letten ohne eine Spur von Gyps. „Wohl aber sind die für die unteren Schichten charakteristischen Einlagerungen von Dolomitmergeln vorhanden, welche in 1—6 Zoll (0,03—0,16 m) starken, festen Bänken südlich von der Kirche von Bösenburg, sowie am Wege, welcher westlich nach Kochenthal führt, gut aufgeschlossen sind. Die Mergelbänke führen zahlreiche Steinkerne von Myophoria fallax, seltener Gervillia socialis und polyodonta, sowie Turbo gregarius." Diese Schichten sind ohne Zweifel ein Äquivalent des Unteren Röths, denn Speyer selbst identifiziert sie mit den Myophoriendolomiten der östlichen Sektionen.

Die Sektion Teutschenthal, welche v. Fritsch kartiert hat, schließt sich an die obigen Blätter an. Fritsch unterscheidet zwei Abteilungen im Röth, von denen die untere vorwiegend dolomitische und kalkige Gesteine, die obere ausschließlich thonig-merglige Gebilde darbietet. Die Gesammtmächtigkeit des Röths beträgt ca. 150 m. Die untere Abteilung, Stufe der Myo-

phoriendolomite, ist etwa 30 m mächtig und besteht aus Dolomit- oder Dolomitkalkbänkchen, welche im Einzelnen 10—30 cm stark sind und mit weichen Mergelschichten wechsellagern. „Die im frischen Zustande aschgrau bis grünlichgrau gefärbten Dolomite sind so eisenschüssig, daß sie bei beginnender Verwitterung gelb bis bräunlich werden und so mit den weißen und bunten Sandsteinen im Liegenden einen schon von fern auffallenden Gegensatz bilden. Zum größten Teil sind die Dolomitbänke durch eine würfelähnliche Absonderung leicht kenntlich; senkrecht zur Schichtfläche stehende Trennungsebenen, die selbst gegeneinander etwa rechtwinklig sind, bewirken diese Absonderung, welche bei der nur schwachen Verwitterbarkeit des Dolomites durch die Schärfe der Ecken und Kanten auffallend bleibt. Die Dolomite sind in einzelnen Teilen der Masse kompakt, aber meistenteils mehr oder minder porös, und zwar namentlich durch Auslaugung der in großer Menge vorhanden gewesenen Muschelschalen und Schalentrümmer. Rogensteingefüge wird an einzelnen Lagen beobachtet, auch zuweilen schaumkalkartiges Aussehen, besonders gegen das Hangende der Abteilung hin. Die Gesteine sind übrigens fast immer etwas merglig, womit weniger stark als sonst bei Dolomiten eine krystallinische Beschaffenheit zusammenhängt.“

Diese petrographische Beschreibung paßt auch ausgezeichnet auf die Dolomite im Unteren Röth des Saalethals, besonders auf die Tenuisbank, und auch die Petrefaktenführung letzterer ist dieselbe, wie die der Dolomite von Teutschenthal; denn Fritsch führt folgende Versteinerungen auf:

Ganoidschuppen und Wirbeltierreste,
Ammonites tenuis v. Seeb.
Myoconcha cfr. gastrochaena Dunk. sp.
Myophoria costata Zenk sp., am häufigsten.
Gervillia mytiloides v. Schloth. sp.
Gervillia cfr. socialis v. Schloth. sp.
Myophoria cfr. elongata Geib. sp.
Pecten cfr. Schmiederi Geib.
Lingula tenuissima Bronn.

Die Rhizocoralliumbank fehlt bei Teutschenthal und damit Rhizocorallium jenense und Modiola triquetra.

Ganz abweichend von dem Mittleren Röth im übrigen Thüringen ist die obere Abteilung Fritsch's, die Stufe der Mergel, Thone und Letten, ausgebildet. Die für diese Schichtenreihe sonst so bezeichnende rote Farbe tritt in dieser Gegend ganz

zurück, und statt dessen zeigen die Mergel bläulichgraue und bläuliche Farbentöne, rote wurden nur einmal am Pfingstberg beobachtet. Gyps kommt nur in einzelnen Krystallen und Krystallaggregaten vor. FRITSCH bezeichnet die blaugrauen Mergel als Oberes Röth. Der Muschelkalk beginnt nach ihm mit Mergelschiefern mit Muschelbänken an der Röthgrenze. Es ist dieses ein Schichtenkomplex, welcher aus graublauen Thonen mit eingelagerten Kalksteinbänken besteht. Die Kalksteinbänke sind bläulich-rauchgrau gefärbt, 5—10 cm stark und enthalten zahlreiche Petrefakten auf den Schichtflächen; Krüppelformen von Myophoria vulgaris und cardissoides sind sehr häufig, ferner Pecten discites und Albertii; Modiola hirudiniformis ist nur an einzelnen Punkten gefunden. Natica gregaria bildet bisweilen ganze Bänke, desgleichen kleine Gervillien. Selten kommen der Ammonites Wogauanus MEYER und Wirbeltierreste vor. Die untersten Bänke sind dolomitisch oder reine Dolomite. FRITSCH giebt als Mächtigkeit für die Mergelschiefer mit Muschelbänken an der Röthgrenze 20 m an und identifiziert sie mit den Cölestinschichten SCHMID's. Gewiß ist das richtig, doch dürfte der unterste Teil dieser Schichten, welche dolomitisch sind oder gar Dolomite enthalten, dem Oberen Röth bei Jena entsprechen. Über den Mergelschiefern mit Muschelbänken folgt typischer Wellenkalk.

An die Sektion Teutschenthal schließt sich nördlich das Blatt Wettin an. SPEYER, welcher dasselbe kartiert hat, giebt an, daß auch hier die untersten Schichten des Röths, welche über dem Mittleren Buntsandstein folgen, vorherrschend aus hellen Kalksteinbänken mit weißlichen Mergelschiefern bestehen. Die Mächtigkeit der Kalkbänke schwankt zwischen 0,31—0,94 m. Von Petrefakten führen sie Myophoria costata, Gervillia socialis, Turbo gregarius. An einzelnen Punkten kommen auch sandige Dolomite vor. Diese Zone entspricht den Myophoriendolomiten Teutschenthals, also dem Unteren Röth. Die oberen Röthschichten werden aus roten, grünen, versteinerungsfreien Mergelschiefern, welche als Basis des Muschelkalkes zu Tage treten, gebildet. Im SO. des Blattes sind die Mergelschiefer mit Muschelbänken und darüber der Wellenkalk entwickelt.

Auf dem Blatt Petersberg läßt sich im Röth gleichfalls eine untere Abteilung, die „Zone der Kalksteinlagen mit Myophoria fallax" ausscheiden, welche helle Kalksteinbänke mit den bekannten Röthpetrefakten zwischen weißlichen Mergelschiefern führt. Darüber folgt die Zone der Mergel-

schiefer, welche fast ausschließlich die oberen, petrefaktenfreien Schichten bilden, und in denen sich Knollen eines grünlichgrauen Kalksteines mit honiggelben Kalkspathadern finden. LASPEYRES sagt, daß diese Abteilung von dem Röth in Thüringen durch seine Farbe und Gesteinsbeschaffenheit abweiche. Worin der Unterschied bestehe, sagt er nicht; wahrscheinlich sind aber die Mergel wie bei Teutschenthal grau statt rot gefärbt. Über dem Röth folgen auch hier die Mergelschiefer mit Muschelbänken, welche dem Oberen Röth und den Cölestinschichten des jenaischen Röths entsprechen.

Fassen wir kurz die obigen Ausführungen zusammen, so ergiebt sich folgendes Resultat. Bis in die Gegend von Halle und Eisleben läßt sich das Röth in 3 Abteilungen zerlegen, welche dem Unteren, Mittleren und Oberen Röth entsprechen. Das Untere Röth ist in der Gegend von Halle ganz besonders gut entwickelt. Inwieweit die Horizonte des jenaischen Röths sich auch dort nachweisen lassen, muß weiteren Untersuchungen überlassen bleiben. Im Mittleren Röth ergiebt sich ein beträchtlicher Unterschied auf den Sektionen Teutschenthal und Petersberg, wo dasselbe in blaugrauen Mergeln entwickelt ist. Das Obere Röth wird auf denselben Sektionen, wie auf Wettin, zum Muschelkalk gerechnet und bildet den untersten Teil der „Mergelschiefer mit Muschelbänken an der Röthgrenze“. Der obere Teil dieser Stufe entspricht den Cölestinschichten.

Es wäre sehr interessant, zu wissen, in welchem Verhältnis die blaugrauen Mergel des Mittleren Röths zu den roten stehen, wie die Übergangszone beschaffen ist, ob beide Mergelarten ineinander übergehen oder sich gegenseitig auskeilen. Bei dem räumlich nahen Vorkommen beider ist der Gedanke, daß beide Mergelarten in verschiedenen Becken abgelagert sind, wohl auszuschließen.

Kurz erwähnt sei hier noch die bekannte Thatsache, daß das Röth bei Rüdersdorf wie in Thüringen im wesentlichen aus roten und grauen Mergeln, Gypsen und Dolomiten mit den bekannten Röthpetrefakten besteht. Eine Gliederung desselben ist nicht mit Sicherheit zu geben, indes ist es bemerkenswert, daß zu unterst Gypse und blaue Mergel, im oberen Teile rote und grüne dolomitische Mergel, grünlichgraue merglige Kalksteine und gelbe merglige Dolomite liegen sollen. Es besitzt eine Gesammtmächtigkeit von 142,27 m (Erläuterungen zum Blatt Rüdersdorf, S. 5 u. 6).

Wir kommen nun zu der Beschreibung des Röths im thüringischen Becken am südlichen Harzrand.

Auf den Sektionen Wiehe und Schillingstedt, im Gebiet der Finne und Schmücke besteht das Röth nach Dames und Kayser aus „roten, bläulichen und grünen Letten mit Einlagerungen von dolomitischen und quarzitischen Schichten", Angaben, welche weder für noch gegen eine Gliederung analog der im Saalethal sprechen.

Auf dem Blatte Frankenhausen, das Beyrich, Moesta und Schlüter aufgenommen haben, ist das Röth ein „vorwiegend thonig-mergliges Gebilde von etwa 150 Fuß Mächtigkeit" (47,08 m). Dasselbe bietet nur wenig Aufschlüsse dar. Von drei Gypslagern an der Westgrenze des Blattes liegt das unterste mächtigste auf dem Chirotheriumsandstein, die beiden anderen in etwa $^1/_3$ und $^2/_3$ der Höhe des Röths. Zwischen diesen beiden findet sich ein Dolomit, der an Myophoria costata reich ist und auch große Gervillien und Lingula führt. Obwohl Rhizocorallium fehlt, wird er doch als Myophorien- oder Rhizocoralliumdolomit bezeichnet. Die Führung großer Gervillien spricht indessen mehr für Dolomit aus der Nähe der Tenuisbank. Auffallend ist die Stellung in der Mitte der Ablagerung. Demnach scheint das Mittlere Röth schwach entwickelt zu sein. Dasselbe enthält dünne Quarzitbänke. Das Grenzgebiet gegen den Muschelkalk ist bewaldet und nirgends aufgeschlossen.

Das weiter westlich gelegene Gebiet am südlichen Harzrand, welches die Sektionen Sondershausen, Immenrode, Bleicherode und Hayn umfaßt, ist von Eck kartiert worden. Eck unterscheidet in dem ganzen Gebiet zwei Abteilungen im Röth, eine untere gypsführende und eine obere gypsfreie. In den Erläuterungen zum Blatt Bleicherode giebt Eck ein ausführliches Profil der unteren, 150—175 Fuß mächtigen Ablagerung. Dieselbe beginnt über dem weißen Grenzsandstein entweder mit gelblichgrauem, zelligem Kalkstein oder mit grünen Mergeln (2 Fuß) oder mit Gyps. Darüber liegt eine Aufeinanderfolge von grünen Mergeln und Gypslagern. Über dem 4. Gypslager liegen 10 Fuß unten roter, oben grüner Mergel und darüber eine bis 3 Fuß mächtige graue, teils sandige, teils oolithische Bank, welche überall Myophoria costata, Myoconcha Roemeri u. a. enthält. Sie wird trotz des Fehlens von Rhizocorallium jenense Rhizocoralliumdolomit genannt. Doch spricht das Vorkommen von Myoconcha Roemeri dagegen, da diese Muschel im Rhizocoralliumdolomit des Saalethals fehlt. Darüber folgen dann noch blaue und rote Mergel, die weiße Quarzite und Steinsalzpseudomorphosen und ein Gyps-

lager einschließen. Die Mächtigkeit des Röths bis zu dem sog. Rhizocoralliumdolomit wird auf 23,54 m (75 Fuß) angegeben (Erläuterungen, Blatt Sondershausen, S. 5), über denen dann noch 31,385 m folgen, die noch der unteren Abteilung angehören.

Die obere gypsfreie Abteilung besteht aus ca. 100 Fuß mächtigen, roten und grünen Mergeln, welche meist bis zum Muschelkalk hinauf bewaldet sind. Die grünen Mergel mit den Gypslagern bis zum Dolomit dürften dem Unteren Röth angehören. Bemerkenswert ist die mächtige Entwickelung der Gypslager in demselben. Eine scharfe Grenze gegen das Mittlere Röth läßt sich nach dem angegebenen Profil nicht ziehen, dürfte aber bald über dem Dolomit liegen, da die weißen Quarzitbänke mit Steinsalzpseudomorphosen wohl bereits zum Mittleren Röth gehören. Dieses würde aber auch die obere gypsfreie Abteilung umfassen. Im Oberen Röth scheinen Aufschlüsse wegen der Bewaldung zu fehlen.

Ähnliche Profile, wie von Bleicherode, führt Eck auch von Sondershausen und Hayn auf, während bei Immenrode Dolomite, Kalke und Gypse nicht zu Tage treten, aber doch entwickelt sein dürften. Auf dem Blatt Sondershausen liegt die sogenannte Rhizocoralliumbank in etwas tieferem Niveau als im Westen bei Hagen und Bleicherode, nämlich 50 Fuß (15,69 m) über der unteren Röthgrenze, während der obere Teil der unteren, gypsführenden Abteilung 150 Fuß (47,08 m) Mächtigkeit erreicht Die obere gypsfreie Abteilung besteht hier ebenfalls aus roten und grünen Mergeln und ist meist bewaldet; daher ist die Grenze gegen den Muschelkalk nirgends aufgeschlossen.

An das Blatt Bleicherode schließen sich westlich die von v. Seebach aufgenommenen Sektionen Worbis, Nieder-Orschla und Gerode an. Das Röth erlangt auf dem Blatt Worbis eine Mächtigkeit von 250 Fuß und besteht aus Thonen, die unten lebergelb gefärbt sind, nach oben rotbraun mit bläulichgrauen Zwischenlagen. Ungefähr in der Mitte der ganzen Abteilung findet sich eine $1^1/_2$—4 Fuß mächtige Schicht eines hellgrauen, etwas sandigen, dolomitischen Kalkes von poröser bis zelliger Struktur, der in würflige Stücke zerfällt. Er führt Rhizocorallium jenense, Modiola triquetra und Myophoria fallax. Etwa 6 Fuß darüber liegt eine $^1/_2$—1 Fuß mächtige Bank eines dunkelrotbraunen, glimmerreichen Sandsteins. Höher liegen Quarzite mit Steinsalzpseudomorphosen. Unter dem Rhizocoralliumdolomit liegen 2—3 Gypslager, ein viertes darüber nahe der oberen Grenze des Röths. Erstere sind massig entwickelt, parallel der Schichtung

gestreift, letzteres ist spähig und enthält viel Fasergyps. Fast gleich lautet die Beschreibung des Röths von den Blättern Nieder-Orschla und Gerode.

Zum ersten Male finden wir im Westen sicher Rhizocoralliumdolomit, und zwar in in der Mitte der ganzen Abteilung, etwa 125 Fuß über der unteren Grenze des Röths. Leider giebt v. SEEBACH nicht an, ob er sich schon in roten oder noch in grauen, resp. lebergelben Mergeln findet. Ferner ist die Frage wichtig, ob der Dolomit auf der benachbarten Sektion Bleicherode, welchen ECK Rhizocoralliumdolomit nennt, ein Äquivalent des wirklichen Rhizocoralliumdolomits bei Worbis ist. Dagegen spricht sowohl die Niveauverschiedenheit, 125 Fuß gegen 75 Fuß, als auch die Petrefaktenführung. Die Rhizocoralliumbank SEEBACH's enthält dieselben Petrefakten — Rhizocorallium jenense und Modiola triquetra — wie die im Saalethal, während ECK's Dolomit nicht nur keines derselben führt, sondern auch in der Myoconcha Roemeri ein Fossil besitzt, das bis jetzt im Unteren Röth stets nur in den Dolomiten unter der Rhizocoralliumbank gefunden worden ist.

Fassen wir die obigen Ausführungen über das Röth am südlichen Harzrand zusammen, so sehen wir, daß das Untere Röth sehr mächtige Gypslager, aber wenig entwickelte Dolomitbänke besitzt, welche außer der Rhizocoralliumbank von Worbis, Nieder-Orschla und Gerode nicht bestimmten Bänken aus dem Saalethal gegenübergestellt werden können. In den Erläuterungen zum Blatt Wettin sagt SPEYER: „Die Entwickelung der Röthdolomite gestaltet sich außerhalb unseres Gebietes nach Westen hin anders. Schon auf dem anstoßenden Blatte Eisleben nimmt ihre Mächtigkeit ab, und noch weiter nach Westen bilden sie — Worbis, Immenrode, Nieder-Orschla — etwa in der Mitte der ganzen Röthabteilung nur geringmächtige Einlagerungen eines hellgrauen, etwas sandigen dolomitischen Kalkes von poröser bis zelliger Struktur.“

Das Hinaufrücken des Dolomites in die Mitte des Röths ist nur scheinbar, da die absolute Mächtigkeit des Unteren Röths im wesentlichen die gleiche bleibt. Die Höhe des Rhizocoralliumdolomits über dem Buntsandstein ist bei Worbis nicht viel größer als am Hausberg bei Jena (ca. 125 : 115 Fuß) und die Mächtigkeit des Unteren Röths von Sondershausen bis Bleicherode ist sogar geringer als die der Myophoriendolomite bei Teutschenthal. Wohl aber nimmt die Entwickelung der Dolomite nach Westen hin ab, während an ihrer

Stelle unten sich Gypslager einschieben. Es muß also das Mittlere Röth an Mächtigkeit nach Westen hin abnehmen. Die Grenze zwischen dem Unteren und Mittleren Röth ist nicht scharf zu ziehen. Letzteres ist im wesentlichen so wie im Saalethal entwickelt, als rote Mergel mit Quarziten und mehr oder weniger Gypsen, scheint aber von geringerer Mächtigkeit zu sein. Das Obere Röth läßt sich — wahrscheinlich nur der mangelnden Aufschlüsse unter der Waldbedeckung wegen — nirgends ausscheiden.

Im Süden des Thüringer Waldes finden wir in Meiningen das Röth ausgezeichnet entwickelt. Leider sind die Herrn PROESCHOLDT und FRANTZEN, welche jenes Gebiet aufgenommen haben, über manche Punkte, so namentlich bezüglich der Grenze zwischen Röth und Chirotheriumsandstein, noch uneinig, so daß man beim Vergleichen des meiningischen mit dem jenaischen Röth vielfach auf unsicherem Boden steht. Wir wollen zuerst die Gliederung, welche FRANTZEN angiebt, besprechen und von dem Profil bei Wasungen ausgehen.

Er unterscheidet daselbst zwei Abteilungen, eine untere thonige und eine obere kalkreichere [= Schichten der Modiola hirudiniformis[1]]. Von der unteren Abteilung giebt er folgendes Profil:

| | |
|---|---|
| 1. Obere rote Thone (wenig aufgeschlossen) | 23,8 m |
| 2. Obere hellfarbige Mergelbank mit quarzitischem Sandstein | 0,7 „ |
| 3. Rote Thonschichten | 9,3 „ |
| 4. Untere lichte Mergelbank mit quarzitischem Sandstein (Chirotheriumsandstein des Maingebietes) | 1,3 „ |
| 5. Vorwiegend rot gefärbte Thonschichten | 8,9 „ |
| 6. Bunte Thone | 19,1 „ |
| 7. Lichtgraue Thone (wenig aufgeschlossen) annähernd | 12,6 „ |
| | 75,7 m |

„Er beginnt überall mit glimmerigen Schieferletten und mergligen Thonen von lichtgrauer Farbe. Darüber folgen vorwiegend

1) FRANTZEN und BÜCKING nennen die Muschel Modiola hirundiniformis, v. FRITSCH und andere dagegen hirudiniformis. Letztere Bezeichnung dürfte vorzuziehen sein, da die Muschel wohl mit dem Blutegel — hirudo — und nicht mit der Schwalbe — hirundo — verglichen worden ist.

rot gefärbte Thone, welche mit mehr oder weniger zahlreichen Lagen von lichtgrünlicher Färbung wechseln." (Erläuterungen, Blatt Wasungen, S. 14.) Gyps ist nur an einer Stelle in den obersten Thonen gefunden worden, Steinsalzpseudomorphosen kommen vor, doch wird kein bestimmtes Niveau angegeben. Von Petrefakten kommt nur Myophoria costata und auch diese nicht häufig vor. Es ist gewiß gerechtfertigt, die grauen Thone den graugrünen Mergeln des Unteren Röths im Saalethal gegenüberzustellen. Die bunten Thone nehmen eine Mittelstellung ein, während die roten dem Mittleren Röth entsprechen. Von den unter 2. und 4. aufgeführten Schichten sagt Frantzen (Übersicht über die geologischen Verhältnisse bei Meiningen, S. XIII):

„Über den bunten Thonen folgt als dritter Teil eine Ablagerung, welche fast nur aus roten Thonen zusammengesetzt ist. Sie enthält wenige dünne quarzitische Bänkchen von Sandstein, unter denen zwei stärkere Bänke, eingeschlossen von hellgrünlichem, kalkhaltigem Thone, eine größere Verbreitung zu besitzen scheinen. Wegen ihrer hellen Färbung fallen sie in dem sonst dunkelroten Gestein überall in die Augen. Sie sind oft stark kalkhaltig und brausen daher in Säuren. Die erwähnten Bänkchen scheinen den Rhizocoralliumbänken anderer Gegenden identisch zu sein."

Diese Beschreibung paßt so vorzüglich auf die Quarzite und ihre grünen Mergel, wie sie aus dem Mittleren Röth des Saalethals beschrieben worden sind, daß man mit Sicherheit sagen kann, daß beide analoge Bildungen sind. Auch die Mächtigkeit der Quarzitbänke selbst, 0,06 und 0,21 m, wie sie auf Seite XIV von Wasungen angegeben wird, ist etwa so groß wie die durchschnittliche Stärke der Bänke bei Jena. Mit der Rhizocoralliumbank haben sie jedenfalls nichts zu thun.

Auf dem Blatt Meiningen ist das Untere Röth ähnlich wie bei Wasungen ausgebildet. Die lichtgrauen Thone sind aber nur noch 5 m mächtig und enthalten bei Sülzfeld und Herpf Sandsteinschichten, die 0,40—2,70 m mächtig sind und die Reste des sich auskeilenden Voltziensandsteins vorstellen sollen. An der Westgrenze des Blattes wurde in grauen Thonen ein 10 Fuß mächtiges Gypslager erbohrt. Über den grauen Thonen folgen wiederum bunte und dann rote Thone.

So weit die Darstellung Frantzen's. In seiner Arbeit „Über die Gliederung des Buntsandsteins am Westrand des Thüringer Waldes (Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft 1887) greift nun Proescholdt die Darstellung Frantzen's

an, das Röth beginne bei Meiningen nicht mit hellfarbigen Thonen, sondern mit glimmerreichen, dünnplattigen und quarzitischen Sandsteinen; das von FRANTZEN von Herpf gegebene Profil sei falsch, und er führt ein solches von derselben Stelle an, in welchem er unter anderem 3—4 m blauer und grauer Letten mit dünnen Sandsteinbänkchen zum Chirotheriumsandstein stellt, das Röth aber mit „plattigen Sandsteinen, rot, glimmerreich, zuweilen heller, mit Zwischenlagen von rotem Thon, ca. 2 m mächtig, darin Myophoria costata" beginnen läßt. Darüber folgen rote Thone, Quarzite u. s. w.

PROESCHOLDT giebt folgende Darstellung von dem Grenzgebiet zwischen dem Mittleren Buntsandstein und dem Röth. Über dem Chirotheriumsandstein, der bei Sonneberg und Neustadt a. d. H. bis 50 m mächtig ist und von Süden nach Norden an Mächtigkeit abnimmt, folgt eine Reihe von grauen und gelben Letten und Thonen, die nach Norden hin mehr und mehr verschwindet und durch dolomitisch-kalkige Schichten verdrängt wird. „Bei Harras schließt sie noch eine Sandsteinlage ein, die dem Chirotheriumsandstein vollkommen gleich ist, und darin liegt der Grund, weshalb die Lettenschichten noch dem mittleren Sandstein, nicht dem Röth zugerechnet werden müssen. Denn die blauen, grauen und gelben Letten gehören ihrer Natur nach entschieden zusammen; es wäre durchaus willkürlich, eine Teilung derselben vorzunehmen."

Den Gyps, der bei Roßdorf direkt über dem Chirotheriumsandstein liegt, hält PROESCHOLDT für ein Äquivalent der genannten gelben und grauen Letten und auch für ein Äquivalent des Gypses bei Jena. Dennoch will er beide zum Mittleren Buntsandstein stellen. Wo die Gypse fehlen und durch graue Letten und Thone mit sandigen Dolomiten vertreten sind, ist die Grenze gegen das Röth scharf, so bei Meiningen, wo der Mittlere Buntsandstein meist mit Dolomitbänkchen schließt, die entweder für sich oder in Gesellschaft grauer Letten auftreten. Das Röth selbst beginnt mit roten Sandsteinen und Thonen über den Letten und Dolomiten des Chirotheriumsandsteins und enthält nur vereinzelt graue Schichten.

Der wesentlichste Unterschied in den Angaben FRANTZEN's und PROESCHOLDT's besteht darin, daß letzterer in den grauen Letten Dolomite und Sandsteine aufführt und dieselben wegen einer solchen Sandsteinbank zum Chirotheriumsandstein stellt. FRANTZEN dagegen, der von Dolomiten gar nichts erwähnt, hält

die Sandsteine für sich auskeilenden Voltziensandstein und stellt die Schichten zum Röth. Selbst wenn man mit PROESCHOLDT die Sandsteine für Chirotheriumsandstein hält, so folgt daraus noch lange nicht, daß man nun auch die ganze Abteilung zum Chirotheriumsandstein stellen muß. Das Vorkommen eines solchen Sandsteins in den Mergeln erklärt sich sehr einfach durch eine vorübergehende negative Strandverschiebung. Soweit man aber aus den Angaben sich ein Urteil bilden kann, liegen die Verhältnisse vielleicht folgendermaßen:

Bei Wasungen sind die grauen Letten 12 m mächtig, bei Meiningen nur noch 5 m, in den Profilen, welche PROESCHOLDT von Harras, Weitersroda u. s. w. anführt, 2—4 m mächtig. Sie nehmen also von Norden nach Süden an Mächtigkeit ab. Der Chirotheriumsandstein ist umgekehrt im Süden sehr entwickelt, gegen 50 m bei Sonneberg und Neustadt, und sinkt nach Norden hin rasch auf wenige Meter Mächtigkeit herab. Die roten glimmerreichen Sandsteine und Thone aber, welche im Norden über den grauen Letten folgen, liegen im Süden direkt auf dem Chirotheriumsandstein.

LORETZ, welcher die Sektionen jener Gegend, Eisfeld, Steinheid, Meeder, Neustadt, kartiert hat, sagt Folgendes: „Der unterste Teil des Röths ist noch ziemlich sandiger Natur. Die Grenze zum Liegenden, d. i. zum Bau- oder Chirotheriumsandstein ist, zwar nicht scharf, doch giebt das Eintreten der dünnen Schichtung und der lebhaften roten Färbung, womit auch die petrographische Beschaffenheit sich etwas ändert, ein genügendes Anhalten; es stellen sich weiter unten noch nicht vorkommende dünnplattige, zum Teil etwas quarzige rote Sandsteinbänkchen ein, durch welche härtere Lagen nicht selten an der Basis des Röths eine Bodenschwelle verursacht wird."

Demnach scheint der 50 m mächtige Chirotheriumsandstein von Sonneberg und Neustadt ein Äquivalent des weiter nördlich in der Gegend von Meiningen wenige Meter mächtigen Chirotheriumsandsteins plus der grauen Letten, Sandsteine und Dolomite zu sein, während sich über beide das Mittlere Röth mit seinen glimmerreichen, dünnplattigen roten Sandsteinen und Schieferthonen zieht. Diese Verhältnisse machen es wahrscheinlich, daß in der Gegend von Sonneberg der Strand sich befand, dessen weiterer Verlauf allerdings aus den bisherigen Untersuchungen nicht zu erkennen ist.

Bevor wir das Untere und Mittlere Röth abschließen, sei noch erwähnt, daß Proescholdt die dünnplattigen, glimmerreichen, roten Sandsteine, mit denen er das Röth beginnen läßt, mit dem Sauriersandstein bei Jena identifiziert, weil beide das Hauptlager der Myophoria costata vorstellen sollen, während sie doch nach der gegebenen Darstellung zum Mittleren Röth zu stellen sind. Ferner ist folgende Notiz sehr bemerkenswert: Im mittleren oberen Drittel des Röths sollen 2 Sandsteinbänke von auffallend weißer Farbe vorkommen, die Frantzen bei Herpf übersehen haben soll — sollten es nicht die beiden Quarzitbänke sein? —. Sie sind meist wenig mächtig, doch beträgt die unterste am Landsberg $1^1/_2$ m. „Die obere Bank ist das zweite Hauptlager von Myophorien, neben denen am Landsberg Rhizocorallium jenense gefunden wurde.“ Es wäre interessant, wenn dieses Fossil wirklich in so hohem Niveau vorkäme. Allein ist es auch das Petrefakt mit der bekannten Struktur und sind es nicht etwa bloße Wülste, die ebenso gut Kriechspuren sein könnten? So hat man Reliefs aus den obersten Schichten des Mittleren Buntsandsteins für Rhizocorallium gehalten, während sie mehr Algen gleichen. (Bornemann, l. c. S. 51, Z. 6 v. u.):

Die obere Abteilung, in welche Frantzen das meiningische Röth gliedert, besteht aus den Schichten der Modiola hirudiniformis. Von dem Blatt Meiningen giebt Frantzen folgendes Profil (von oben nach unten)

| | | |
|---|---|---|
| Gelbe Kalkbank . . . . . . . . . . . . . | 0,5—1,5 | m |
| Hellfarbige Mergel. . . . . . . . . . . . | 3,0—4,0 | „ |
| Rothe Thone mit Geoden und grauem Zellenkalk | 3,0—5,0 | „ |
| Lichte Mergel . . . . . . . . . . . . . . | 3,0 | „ |
| Graue Mergel mit festen Kalkplatten . . . . | 6,0—10,0 | „ |

Unter diesen Schichten liegen die roten Thone des Mittleren Röths. Die Kalkbänke des Oberen Röths enthalten folgende Petrefakten:

Modiola hirudiniformis, Pecten Albertii, Pecten discites, Pecten tenuistriatus, Placunopsis gracilis, Placunopsis plana, Placunopsis obliqua, Mytilus vetustus, Gervillia socialis, Myophoria vulgaris, Myophoria laevigata, Lingula tenuissima, Natica Gaillardoti, Turritella obsoleta, Ammonites Buchi.

Im Süden und Osten von Meiningen, auf den Sektionen Eisfeld, Steinheid, Neustadt und Meeder ist das Obere Röth ebenso wie bei Meiningen selbst entwickelt. Die Modiolabänke werden aber wegen ihres Reichtums an Myophoria vulgaris

von Loretz unter dem Namen Myophorienbänke aufgeführt. Den Abschluß des Röths bildet hier wie dort eine gelbe Kalkbank. Im Norden bei Wasungen sind die Modiolabänke bis auf eine dünne Bank zusammengeschrumpft, die aber dieselben Petrefakten wie bei Meiningen in reichster Fülle enthält. Die Mergel und die gelbe Kalkbank sind wie bei Meiningen ausgebildet.

Über den Modiolaschichten folgt in dem ganzen Gebiet der Wellenkalk.

Petrographisch wie palaeontologisch stellen die Schichten der Modiola hirudiniformis eine Übergangsbildung zum Muschelkalk vor. Der petrographische Habitus, welcher durch wechsellagernde rote und graue Mergel, letztere mit petrefaktenreichen Bänken, charakterisiert wird, stimmt ausgezeichnet mit dem des Oberen Röths bei Jena überein, die Fauna dagegen enthält Formen, welche wie Beneckeia Buchi, Gervillia socialis und die Pectenarten den Coelestinschichten des Muschelkalks bei Jena eigen sind. Bei diesen Verhältnissen hat Frantzen die Modiolaschichten Meiningens mit den Coelestinschichten parallelisiert. Aus der obigen Darstellung geht aber mit Sicherheit hervor, daß sie nicht nur ein Äquivalent jener sind, sondern auch des Oberen Röths und zugleich auch der Mergelschiefer mit Muschelbänken an der Röthgrenze in der Umgegend von Halle. Es ist gewiß bemerkenswert, wie der Charakter dieser Schichtenreihe sich von Norden nach Süden ändert. Bei Halle haben dieselben durchweg Muschelkalkcharakter und werden daher zum Muschelkalk gerechnet, bei Jena ist der untere Teil derselben eine Übergangsbildung zwischen den roten Mergeln und Gypsen des Röths und den Kalkmergeln und Kalksteinbänken der Cölestinschichten, mit einer Fauna, welche die des Muschelkalks ist, aber noch nicht alle Formen, besonders keine pelagischen Tiere, wie Cephalopoden, besitzt. In Meiningen besitzt die ganze Ablagerung Röthcharakter, insofern als dieselbe im wesentlichen aus verschiedenfarbigen Röththonen gebildet wird. Auch die gelbe Kalkbank, die Grenzschicht gegen den Wellenkalk, wird für echtes Röthgestein erklärt und die eingelagerten Kalkbänke werden im Norden und Westen durch graue Letten vertreten. Im Süden hat also das Röthmeer seinen Charakter am längsten bewahrt und es macht den Eindruck, als sei das Muschelkalkmeer von Norden eingedrungen. Bemerkenswert ist der Umstand, daß das Obere Röth in Meiningen wie bei Jena die für das Röthmeer im allgemeinen charakteristische Myophoria costata nicht mehr enthält. Nur bei

Würzburg führt eine dünne mürbe Petrefaktenbank, welche nach Frantzen ein Äquivalent der Modiolabank bei Meiningen ist und dieselben Versteinerungen enthält, auch Myophoria costata und Estheria Germari (Frantzen, Übersicht etc., S. XV). Es mögen zur Zeit des Oberen Röths Verhältnisse geherrscht haben, wie wir sie heute noch im Asowschen Meere finden, wo die eingedrungene mediterrane Fauna des Schwarzen Meeres die ursprüngliche Fauna bis auf geringe Reste, die sich noch in abgelegenen Buchten halten, verdrängt hat.

Verfolgen wir das Röth nach Westen, so finden wir dasselbe auf den Blättern Oberkatz, Helmershausen und Altenbreitungen nach Bücking auf folgende Weise ausgebildet. Zu unterst liegen blaugraue und gelbbraune Schieferthone, etwa 20 m mächtig, welche am Horn bei Altenbreitungen ein 2—4 m dickes Gypslager enthalten. Es liegt nahe der unteren Grenze des Röths und besteht aus dünnschieferigem, grauem Gyps, der durch Mergel verunreinigt wird. Darüber folgt die Hauptmasse des Röths, welche aus roten Schieferthonen mit quarzitischen Einlagerungen besteht. Zu oberst liegen hellgefärbte kalkreichere Schichten, die etwa 12 m Mächtigkeit erreichen. Eine 30 cm starke gelbe Bank entspricht der Bank mit Modiola hirudiniformis bei Meiningen. Darüber folgen rote Mergel — 3 m —, dann wenig mächtige graue Mergel, welche graue und gelbe Zellenkalke, Residuen ausgelaugter Gypsstöcke, enthalten. Abgeschlossen wird das Röth durch eine $^{1}/_{2}$—1 m mächtige Bank eines harten, tiefgelb gefärbten Kalksteins. Die Gesamtmächtigkeit des Röths beträgt auf den genannten Sektionen 60—80 m.

Dieselbe Gliederung finden wir in dem Gebiet nördlich der Rhön, wo v. Koenen die Blätter Geisa, Vacha, Lengsfeld, Eiterfeld, Herzfeld und Friedewald kartiert hat. Über dem Mittleren Buntsandstein folgen durchweg grünlichgraue Schieferthone, welche auf einzelnen Sektionen feinsandige Schichten und dünne Lagen eines krystallinischen Dolomites führen. Ihre Mächtigkeit wird leider nirgends angegeben. Die Hauptmasse des Röths besteht aus rothen Schieferthonen, welche quarzitische Thonsteine und Quarzite mit Steinsalzpseudomorphosen einschließen. Auf dem Blatte Lengsfeld enhält eine solche 5 cm mächtige Quarzitschicht zahlreiche Abdrücke von Myophoria costata. Der oberste Teil des Röths besteht aus aschgrauen, bläulichen und bläulichgrauen Schieferthonen. Er ist bei Lengsfeld und Geisa ca. 10 m mächtig und enthält daselbst eine Schicht roter

Schieferthone, also ähnlich wie bei Meiningen. Auf den Blättern Eiterfeld, Herzfeld und Friedewald wird ihre Mächtigkeit nicht angegeben. In den Erläuterungen zum Blatt Eiterfeld heißt es: „Nur die oberste Schicht, ca. 1 m stark, und die untersten Schichten sind stets bläulichgrau.“ Sollte die „oberste Schicht“ dem Oberen Röth entsprechen? An einer anderen Stelle sagt Koenen: „eine bis 1 m mächtige Zone bröckelig-schieferiger, grünlichgrauer Schichten ist im Oberen Röth vorhanden und enthält östlich von Roßbach zahlreiche, wenn auch mangelhaft erhaltene Steinkerne von Muscheln, besonders der Gattung Myophoria.“ Sind es Steinkerne der costata oder der vulgaris?

Besteht bezüglich der Mächtigkeit der Mergel des Oberen Röths innerhalb der genannten Blätter auch einige Unsicherheit, so ist doch die gelbe Kalkbank, welche die Grenzschicht gegen den Muschelkalk bildet, überall in einer Mächtigkeit von $^1/_2$—1 m entwickelt.

Fassen wir kurz die obigen Ausführungen über das Röth südlich des Thüringer Waldes zusammen, so finden wir, daß dasselbe in 3 Etagen gegliedert werden kann, welche denen im östlichen Thüringen entsprechen, eine untere Stufe, welche aus dem Chirotheriumsandstein und bläulichgrauen Thonen eventuell mit Dolomit- und Sandsteinbänkchen besteht und lokal auch Gypslager enthält, bei Sonneberg und Neustadt jedoch durch den mächtig entwickelten Chirotheriumsandstein allein gebildet wird; eine mittlere Stufe, die aus roten Mergeln mit Sandstein- und Quarzitbänken und eine obere Etage, welche aus grauen und roten Mergeln mit Kalksteinbänken gebildet wird. Die Kalksteinbänke enthalten die Fauna der Cölestinschichten, während mit einer Ausnahme das Röthpetrefakt Myophoria costata fehlt. Bezüglich der Parallelisierung mit dem Röth des östlichen Thüringens sei wiederholt, daß die untere und mittlere Etage im Meiningischen dem Unteren und Mittleren Röth entspricht, die Modiolaschichten dagegen Oberes Röth und Cölestinschichten umfassen.

Während wir auf den von v. Koenen aufgenommenen Sektionen eine scharfe Gliederung des Röths finden, ist eine solche auf den weiter nördlich gelegenen Blättern Netra, Sontra, Waldkappel und Eschwege von Moesta nicht durchgeführt. Ob die komplizierten Lagerungsverhältnisse, die mangelhaften Aufschlüsse und ausgedehnten Auswaschungen, von denen Moesta spricht, allein die Ursache sind oder ob eine Gliederung in der That nicht existiert, muß dahingestellt bleiben. Moesta giebt

nur an, daß das Röth aus einem vielfachen Wechsel von Mergeln, Letten, Mergelthonen, Schieferletten und Steinmergeln von roter und grauer Farbe besteht, in welche Quarzite und dolomitische Mergel eingelagert sind. Letztere hält er für Äquivalente der thüringischen „Rhizocoralliumdolomite", obwohl sie keine organischen Einschlüsse enthalten, eine Anschauung, welche sich nur aus der bisherigen Unklarheit über Art und Zahl des Vorkommens von Rhizocorallium jenense erklären läßt. Auf den Blättern Eschwege und Sontra, welches letztere von Beyrich und Moesta aufgenommen ist, werden Gypslager erwähnt. „Der Gyps ist Fasergyps, häufig thonig und bituminös." „Die beständigste Stellung der Gypslager scheint den unteren Horizont nahe über dem weißen Kalksandstein (Mittlerer Buntsandsein) zu behaupten." Der petrographischen Beschreibung nach gehört der Gyps dem Mittleren Buntsandstein an, während seine Lage über dem Hauptsandstein dem des Unteren Röths entspräche. Sollte das Untere Röth fehlen? Auf dem Blatte Waldkappel wird aber aus dem tiefsten Niveau des Röths ein körnig-krystallinischer, bis 1 m mächtiger Dolomit erwähnt, der für Unteres Röth spräche. Die Gesamtmächtigkeit des Röths wird bei Sontra und Netra auf annähernd 40—50 m angegeben.

Ist es also zweifelhaft, ob das Untere Röth auf den genannten Sektionen ebenso wie im Süden oder anders entwickelt ist oder gar fehlt, so macht die Bemerkung Moesta's, daß auf dem Blatt Großalmerode, welches sich nordwestlich anschließt, gegen den Mittleren Buntsandstein hin grusige, vorwiegend rote, seltener graugrüne Mergel walten, die eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den Bröckelschiefern an der Basis des Buntsandsteines zeigen, es wahrscheinlich, daß das Untere Röth daselbst fehle. Die Erläuterungen zu den Blättern Witzenhausen, Allendorf und Ermschwerd geben keine Aufklärung bezüglich dieser Frage. Wichtig ist die Angabe, daß auf der Sektion Ermschwerd im Oberen Röth eine Übergangs- und Zwischenbildung zum Muschelkalk entwickelt ist, die aus gelben, magnesiahaltigen, mürben Kalken besteht. Dieselben sind in dünnen Platten abgesondert und werden überall zum Röth gestellt. In den Erläuterungen zum Blatt Witzenhausen heißt es: „In der oberen Hälfte der Ablagerung nehmen die grauen Farben der Mergel überhand, indem dieselben gleichzeitig plastischer werden. Etwa 3 m unter der Muschelkalkgrenze schalten sich plattige, mit netzförmigen Leisten auf den Schichtflächen gezierte, intensiv gelbe Dolomitbänkchen in mehr-

facher Wiederholung ein. Den Abschluß gegen den Muschelkalk bilden endlich zu dünnen Platten zerfallende, schieferige Kalke."

Auch vom Blatt Großalmerode wird an der oberen Grenze eine 1—2 Fuß mächtige, intensiv gelb gefärbte Kalkschicht erwähnt. In welchem Verhältnis diese gelben Kalke zu der gelben Bank, welche im Meiningischen das Röth abschließt, steht, muß dahingestellt bleiben. Doch dürfte wohl die Ausscheidung jener Schichten mitsammt der grauen Mergel als Oberes Röth gerechtfertigt sein.

Die Gesammtmächtigkeit des Röths ist in ganz Hessen sehr gering und wird auf 120—150 Fuß angegeben. Diese geringe Mächtigkeit wird vielleicht durch das Fehlen des Unteren Röths erklärt. Bezüglich dieser Frage, ob dasselbe in Hessen zur Ausbildung gelangt ist, sind die Befunde auf den Sektionen Worbis Bleicherode u. s. w. vielleicht bemerkenswert. Hier fanden wir im Unteren Röth zahlreiche und umfangreiche Gypslager entwickelt, während Dolomite ganz zurücktraten, eine Ausbildungsweise, welche auf die Nähe des Strandes hinweist. Denn die Bildung von Gypslagern können wir uns nach unseren vorläufigen Kenntnissen nur in Lagunen an der Küste entstanden denken. Dieser Befund könnte das Fehlen der Stufe weiter im Westen erklären, während das Mittlere Röth, das ja auch bei Meiningen eine weitere Verbreitung als das Untere Röth zu haben scheint, bis nach Hessen hinein vordrang.

Fassen wir die Resultate, welche die Untersuchungen über das Röth in Hessen ergeben haben, zusammen, so ergiebt es sich, daß dasselbe im wesentlichen den Charakter des Mittleren Röths besitzt, daß das Vorhandensein des Unteren Röths sehr zweifehaft ist, während das Obere auf einigen Sektionen andeutungsweise entwickelt ist.

Über die Entstehung der deutschen Trias hat sich in neuester Zeit ein lebhafter Streit entsponnen, namentlich seit Bornemann in seiner Arbeit über den Buntsandstein für die gleichzeitige Entstehung des Hauptsandsteins, Röths und Muschelkalks eingetreten ist. Uns interessiert hier nur die Frage über die äolische Entstehung des ersteren, für welche manches spricht, während andererseits auch manche Widersprüche vorläufig unaufgeklärt bleiben. Wer aber den Hauptsandstein als Dünen- und Flugsandbildung auffaßt, wird das Röth mit der ersten Meeresablagerung, also dem Chirotheriumsandstein beginnen lassen. Chirotheriumsandstein, Gyps und Mergel, welche das Untere Röth zusammensetzen, wären

dann Faciesbildungen, indem ersterer das Strandprodukt bildet, der Gyps aber in Strandseen und die Mergel weiter im Meere zur Ablagerung gelangten. Die Dolomitbänke bis zur Tenuisbank und diese selbst enthalten die reichste Fauna, welche bisher im Röth gefunden worden ist. Der Charakter derselben ist der der Muschelkalkfauna. Die Gervillien, Myophorien und Myoconchen sind denen aus dem Muschelkalk ähnlich, zum Teil sogar mit ihnen identisch, und auch die Beneckeia tenuis ist mit der B. Buchi nahe verwandt. Die Myophoria costata ist das einzige Petrefakt, welches dem Röth speziell eigentümlich ist. In diesen Dolomiten finden wir nirgends Spuren direkter Strandbildung, wie Wellenfurchen und Trockenrisse, wohl aber kommen dieselben in den darüberliegenden Bänken vor, so besonders in den Sandsteinen des Horizontes *d*. Die Bänke über der Tenuisbank scheinen in flacherem Wasser als die Mergel abgelagert zu sein.

Die obersten Schichten des Unteren Röths unter und über der Rhizocoralliumbank nehmen infolge des Auftretens von Knollengypsen und roter Mergel eine Zwischenstellung zwischen dem Unteren und Mittleren Röth ein. Letzteres ist petrographisch durch seine roten Mergel und Sandsteinschiefer, seine Gypse, die aber in vielen Gegenden gänzlich fehlen, und Quarzite charakterisiert, paläontologisch durch die auffallende Petrefaktenarmut. Diese Abteilung stellt sich durchweg als eine Ablagerung in flachem Meere dar, und die allgemeine Verbreitung von Wellenfurchen und Trockenrissen in allen Niveaus und in weiter horizontaler Ausdehnung deutet auf einen sehr unregelmäßigen Wasserstand hin, Verhältnisse, wie wir sie bei Steppenseen finden. Es müssen weite Strecken des Seebodens zu wiederholten Malen trocken gelegen haben. Wellenfurchen und Trockenrisse sind hauptsächlich in den hellen Quarziten zu finden. Diese hellen, grünlichen Quarzite, welche zum Teil aus reinen Quarzkörnern bestehen und nach oben und unten durch sandige, grüne Mergel in die gewöhnlichen Mergelschiefer übergehen, machen den Eindruck, als stellten sie den Strand dar, der ja bei vielen Seebecken aus reinerem Sande zu bestehen pflegt, weil er der säubernden Thätigkeit des Windes ausgesetzt ist, der alle spezifisch leichteren Verunreinigungen, wie Vegetabilien, getrockneten Schlamm u. s. w., fortbläst und nur die schwereren Sandkörner zurückläßt.

Worauf aber die Farbenunterschiede zwischen den Quarziten und ihren grünen Mergeln einerseits und den roten Mergeln andererseits und ebenso zwischen dem grauen Unteren und dem

roten Mittleren Röth beruhen, ist bis jetzt ein ungelöstes Rätsel. Daß ein spezifischer Unterschied zwischen den rot- und nicht rotgefärbten Ablagerungen zu bestehen scheint, wurde bereits bei Besprechung der beiden roten Mergel- und Sandsteinhorizonte angedeutet, welche als schmale Bänder über und unter der Muschelbreccie in den graugrünen Schichten durch alle Profile von Rudolstadt bis zur Unstrut laufen. Es macht den Eindruck, als wären vorübergehend die Bedingungen, unter denen sich das Mittlere Röth abgelagert hat, zur damaligen Zeit eingetreten. Zur Zeit des Mittleren Röths scheint die Fauna, welche in so großer Individuenzahl das Meer der unteren Stufe belebte, verschwunden zu sein, denn wir finden nur spärliche Abdrücke von Myophoria costata. Am Ende des Mittleren Röths, vor allem aber während des Oberen tritt in den dortigen Dolomiten die Fauna des Muschelkalks wieder auf, anfangs noch mit der Röthmyophorie zusammen, vom Oberen Röth ab aber allein. Und was vor allem charakteristisch und auffallend ist, mit den Petrefakten beginnt auch sofort wieder die graue Farbe, es treten dieselben graugrünen Mergel wie in der unteren Abteilung auf und in diesen erst liegen hier wie dort die petrefaktenreichen Dolomite. Der Übergang zum Muschelkalk findet also nicht in der Weise statt, daß durch Zunahme des Carbonats und damit ins Lichte ziehende Farbe, durch gleichzeitiges Zurücktreten der Kalkerde im Carbonat ein Übergang aus den dolomitischen Mergelschiefern des Röths in die Kalkschiefer des Muschelkalks stattfindet, wie Schmid es darsellt (Erläuterungen, Blatt Jena, p. 10), sondern es treten graugrüne Mergel mit Dolomitbänken wie fremde Bestandteile in die roten Mergel mit den quarzitischen Sandsteinen und Gypsschiefern ein und diese erst gehen durch Kalkaufnahme in die grauen und gelblichgrauen Mergel der Cölestinschichten über. Es macht also den Eindruck, als sei das Röthmeer zur Zeit des Oberen Röths von dem Muschelkalkmeer, das damals bereits existiert haben muß, besiedelt worden und die Fauna der Dolomite des Mittleren und Oberen Röths wären dieser Darstellung gemäß als echte Kolonie aufzufassen.

Es muß auffallen, daß das Obere Röth mitsammt den Cölestinschichten dem Unteren so ähnelt. Wir finden ähnliche, zum Teil gleiche Mergel, in welche feste petrefaktenreiche Bänke eingelagert sind und die Faunen dieser Bänke sind einander nahe verwandt, enthalten zum Teil die gleichen Formen. Unteres Röth einerseits und Oberes Röth nebst Cölestinschichten andererseits stehen einander in ihrer Entwickelung sozusagen symmetrisch

gegenüber. Es sieht aus, als hätte sich aus dem Unteren Röth eine Ablagerung, ähnlich dem Muschelkalk, entwickeln wollen, und als wäre dieselbe durch den Eintritt der Verhältnisse, welche zur Bildung des Mittleren Röths führten, verhindert worden. Könnten diese Erscheinungen nicht durch Abschließung des Röthmeers vom freien Meere zur Zeit des Mittleren Röths erklärt werden?

Wir schließen mit den Untersuchungen über das thüringische Röth die vorliegende Arbeit ab. Anderen Untersuchungen muß es überlassen bleiben, auch die übrigen Gebiete Deutschlands, in denen Röth entwickelt ist, mit dem in Thüringen zu vergleichen, so besonders die Beziehung des Voltziensandsteins Süd- und Westdeutschlands zu den 3 Etagen unseres Röths zu erforschen und in Schlesien die Horizonte der Beneckeia tenuis mit der an der Saale in Beziehung zu bringen. Von großer Wichtigkeit wäre es auch, das Verhältnis des grauen Röths von Teutschenthal und Petersberg zu den roten Mergeln der benachbarten Blätter klarzustellen.

---

**Jenalöbnitz.**

| m | Muschelkalk. |
|---|---|
| | Oberes Röth. |
| 0,10 | Sandsteinbank, graugrün. |
| 2,50(?) | Graugrüne Mergel.<br>Violette Mergel.<br>Graugrüne Mergel. |
| 0,12 | Vulgarisdolomit. |
| 4,00(?) | Graugrüne Mergel, schlecht aufgeschlossen mit schieferigen Sandsteinbänkchen, auch schuppiger Gyps. |
| 0,10 | Graue Dolomitbank. |
| 1,50(?) | Mergel, schlecht aufgeschlossen. |
| | 8,22 |
| | Oberes Mittleres Röth. |
| 3,00 | Terrasse II. Knollengyps, Gypsmergel u. s. w. |
| 7,00 | Mergel, rot mit grünen Schmitzen, mit Fasergyps, Sandstein- und Quarzitbänkchen. |
| 0,12 | Quarzitischer Dolomit mit Myphoria costata. |
| 1,30(?) | Rote Mergel mit grünen Einlagerungen und Sandsteinschiefern, durchweg schlecht aufgeschlossen. |
| 8,00 | Terrasse I. Knollengyps, Gypsmergel u. s. w. |

**Dorlberg.**

| m | Muschelkalk. |
|---|---|
| | Oberes Röth. |
| 0,70 | Gypsschiefer mit Quarzitbank. |
| 1,00 | Graue Mergel. |
| 0,70 | Violette Mergel. |
| 2,90 | Graue Mergel. |
| 0,23 | Vulgarisdolomit. |
| 1,50 | Graugrüne Mergel. |
| 3,00 | Gypse in Knollen und Schiefern, schlecht aufgeschlossen. |
| 1,20 | Mergel, schlecht aufgeschlossen. |
| 0,05 | Graue Dolomitbank. |
| 1,90(?) | Mergel, schlecht aufgeschlossen. |
| | 11,23 |
| | Oberes Mittleres Röth. |
| 3,60 | Terrasse II. Knollengyps, Gypsmergel u. s. w. |
| 4,00 | Rote Mergel mit grünen Schmitzen. |
| 0,15 | Dolomit mit Myophoria costata und vulgaris. |
| 3,40 | Rote Mergel. |
| 0,10 | Quarzitischer Dolomit. |
| 4,40 | Rote Mergel mit Gypsen, Sandsteinbänkchen. Malachitkügelchen im Gyps. |
| 8,00 | Terrasse I. Knollengyps, Gypsmergel u. s. w. |

| m | |
|---|---|
| 1,40 | Rote Mergel mit Fasergyps. |
| 0,05 | Quarzitbänkchen. |
| 1,20 | Rote Mergel mit Fasergyps. |
| 0,06 | Quarzitbank mit Wellenfurchen, Trockenrissen. |
| 6,60 | Rote Mergel mit Fasergyps. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 0,80 | Grüne Mergel. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 1,10 | Rote Mergel. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 0,85 | Grüne Mergel. |
| 25,08 | |
| | Rote Mergel des unteren Mittleren Röths. |

| m | |
|---|---|
| 2,80 | Rote Mergel. |
| 0,10 | Quarzitbänkchen. |
| 8,60 | Rote Mergel mit Fasergyps. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 0,16 | Grüne Mergel. |
| 0,09 | Quarzitbank. |
| 1,40 | Rote Mergel. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 0,20 | Grüne Mergel. |
| 32,20 | |
| | Rote Mergel des unteren Mittleren Röths. |

**Großlöbichau.**

| | |
|---|---|
| | Muschelkalk. |
| | Oberes Röth. |
| ? | Quarzitische Bänkchen, grau, rötlich, mit Wellenfurchen. |
| 3,40 | Graue Mergel.<br>Violette Mergel.<br>Graue Mergel. |
| 1,00 | Vulgarisdolomit. |
| 4,50 | Mergel, schlecht aufgeschlossen, graugrün und rot. |

**Göschwitz, Roter Berg.**

| | |
|---|---|
| | Muschelkalk. |
| | Oberes Röth. |
| 1,40 | Gypsschiefer. |
| 2,20 | Graugrüne Mergel mit Gyps- und Sandsteinbänkchen mit Wellenfurchen. |
| 0,30 | Vulgarisdolomit. |
| 0,50 | Graugrüne Mergel.<br>Rote Mergel. |
| 0,80 | Graue Mergel mit Sandsteinbänkchen mit Wellenfurchen. |

| m | | |
|---|---|---|
| 0,11 | Graue Dolomitbank. | |
| | Südabh. d. Plateaus | Ostabhang |
| 2,00 | Mergel. | Mergel mit Sandsteinbänkchen mit Steinsalzpseudomorphosen, schlecht aufgeschloss. 4,00 (?) m |
| | 11,01 | |
| | Oberes Mittl. Röth. | Terrasse, nicht nachweisbar. |
| 2,50 | Terrasse II. Knollengypse, Gypsmergel u. s. w. | |
| 2,50 | Mergel. | |
| 0,15 | Dolomit mit Myophoria costata u. vulgaris. | |
| 2,60 | Rote Mergel. | |
| 0,12 | Quarzitischer Dolomit. | |
| 1,50 | Rote Mergel. | |
| 0,25 | Dolomitbank mit Myacites subundatus und Malachitkügelchen. | |
| 0,50 | Grüne Mergel. | |
| 1,50 | Rote Mergel. | |

| m | |
|---|---|
| 0,80 | Rote Mergel. |
| 1,20 | Graugrüne Mergel. |
| 0,10 | Gastropodenbank. |
| 2,00 | Graugrüne Mergel. |
| 1,00 | Gypsschiefer. |
| 2,50 | Rote Mergel mit Fasergyps und graugrünen Mergeln und Gypsschiefern. |
| 0,10 | Graue Dolomitbank. |
| 0,50 | Rote und graugrüne Mergel mit einigen dünnen Sandsteinbänkchen. |
| 0,40 | Gypsschiefer. |
| 0,60 | Nicht aufgeschlossen. |
| | 12,30 |
| | Oberes Mittleres Röth. |
| 3,00 | Terrasse II. Knollengyps, Gypsmergel u. s. w. |
| 11,80 | Rote Mergel mit viel Fasergyps, Knollengyps und mehreren grauen bis violetten quarzitischen Sandsteinbänkchen. |

| m | |
|---|---|
| | Terrasse I. |
| 2,50 | Knollengyps, Gypsmergel u. s. w. |
| 1,15 | Rote Mergel. |
| 0,09 | Quarzitbänkchen. |
| 9,00 | Rote Mergel mit Fasergyps. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 0,20 | Grüne Mergel. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 1,50 | Rote Mergel. |
| 0,15 | Quarzitbank. |
| 0,20 | Grüne Mergel. |
| | 27,01 |
| | Rote Mergel des unteren Mittleren Röths. |

| m | |
|---|---|
| | Terrasse I. |
| 3,00 | Knollengyps, Gypsmergel u. s. w. |
| | Rote Mergel mit viel Fasergyps und Knollengyps; einige grüne Mergelschmitzen und Sandsteinbänkchen. |
| 0,45 | Grüne Steinmergel mit Sandsteinbrocken. |
| 2,60 | Rote Mergel. |
| 0,02 | Dünnes Quarzitbänkchen. |
| 1,00 | Grüne Mergel. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| | 21,97 |
| | Rote Mergel des unteren Mittleren Röths. |

**Nordwestlich von Gumperda.**

| | |
|---|---|
| | Muschelkalk. Kalkmergel. |
| | Oberes Röth. |
| 4,00 | Graue Mergel, die in die Kalkmergel übergehen. |
| 0,20 | Vulgarisdolomit. |
| 1,30 | Graugrüne Mergel. |

**Bibra-Gumperda.**

| | |
|---|---|
| | Muschelkalk. Kalkmergel. |
| | Oberes Röth. |
| 4,00 | Graue Mergel, die in Kalkmergel übergehen. |
| 0,17 | Vulgarisdolomit. |
| 2,50 | Graugrüne Mergel. |

**Jenalöbnitz.**

| m | |
|---|---|
| | Muschelkalk. |
| | Oberes Röth. |
| 0,10 | Sandsteinbank, graugrün. |
| 2,50(?) | { Graugrüne Mergel. Violette Mergel. Graugrüne Mergel. |
| 0,12 | Vulgarisdolomit. |
| 4,00(?) | Graugrüne Mergel, schlecht aufgeschlossen mit schieferigen Sandsteinbänkchen, auch schuppiger Gyps. |
| 0,10 | Graue Dolomitbank. |
| 1,50(?) | Mergel, schlecht aufgeschlossen. |
| | 8,22 |
| | Oberes Mittleres Röth. |
| 3,00 | Terrasse II. |
| | Knollengyps, Gypsmergel u. s. w. |
| 7,00 | Mergel, rot mit grünen Schmitzen, mit Fasergyps, Sandstein- und Quarzitbänkchen. |
| 0,12 | Quarzitischer Dolomit mit Myphoria costata. |
| 1,30(?) | Rote Mergel mit grünen Einlagerungen und Sandsteinschiefern, durchweg schlecht aufgeschlossen. |
| 8,00 | Terrasse I. |

**Dorlberg.**

| m | |
|---|---|
| | Muschelkalk. |
| | Oberes Röth. |
| 0,70 | Gypsschiefer mit Quarzitbank. |
| 1,00 | Graue Mergel. |
| 0,70 | Violette Mergel. |
| 2,90 | Graue Mergel. |
| 0,23 | Vulgarisdolomit. |
| 1,50 | Graugrüne Mergel. |
| 3,00 | Gypse in Knollen und Schiefern, schlecht aufgeschlossen. |
| 1,20 | Mergel, schlecht aufgeschlossen. |
| 0,05 | Graue Dolomitbank. |
| 1,90(?) | Mergel, schlecht aufgeschlossen. |
| | 11,23 |
| | Oberes Mittleres Röth. |
| 3,60 | Terrasse II. |
| | Knollengyps, Gypsmergel u. s. w. |
| 4,00 | Rote Mergel mit grünen Schmitzen. |
| 0,15 | Dolomit mit Myophoria costata und vulgaris. |
| 3,40 | Rote Mergel. |
| 0,10 | Quarzitischer Dolomit. |
| 4,40 | Rote Mergel mit Gypsen, Sandsteinbänkchen. Malachitkügelchen im Gyps. |
| 8,00 | Terrasse I. |

| m | |
|---|---|
| 1,40 | Rote Mergel mit Fasergyps. |
| 0,05 | Quarzitbänkchen. |
| 1,20 | Rote Mergel mit Fasergyps. |
| 0,06 | Quarzitbank mit Wellenfurchen, Trockenrissen. |
| 6,60 | Rote Mergel mit Fasergyps. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 0,80 | Grüne Mergel. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 1,10 | Rote Mergel. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 0,85 | Grüne Mergel. |
| | 25,08 |
| | Rote Mergel des unteren Mittleren Röths. |

**Großlöbichau.**

| | |
|---|---|
| | Muschelkalk. |
| | Oberes Röth. |
| ? | Quarzitische Bänkchen, grau, rötlich, mit Wellenfurchen. |
| 3,40 | Graue Mergel.<br>Violette Mergel.<br>Graue Mergel. |
| 1,00 | Vulgarisdolomit. |
| 4,50 | Mergel, schlecht aufgeschlossen, graugrün und rot. |

| m | |
|---|---|
| 2,80 | Rote Mergel. |
| 0,10 | Quarzitbänkchen. |
| 8,60 | Rote Mergel mit Fasergyps. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 0,16 | Grüne Mergel. |
| 0,09 | Quarzitbank. |
| 1,40 | Rote Mergel. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 0,20 | Grüne Mergel. |
| | 32,20 |
| | Rote Mergel des unteren Mittleren Röths. |

**Göschwitz, Roter Berg.**

| | |
|---|---|
| | Muschelkalk. |
| | Oberes Röth. |
| 1,40 | Gypsschiefer. |
| 2,20 | Graugrüne Mergel mit Gyps- und Sandsteinbänkchen mit Wellenfurchen. |
| 0,30 | Vulgarisdolomit. |
| 0,50 | Graugrüne Mergel.<br>Rote. Mergel. |
| 0,30 | Graue Mergel mit Sandsteinbänkchen mit Wellenfurchen. |

| m | | |
|---|---|---|
| 0,11 | Graue Dolomitbank. | |
| | Südabh. d. Plateaus | Ostabhang |
| 2,00 | Mergel. | Mergel mit Sandsteinbänkchen mit Steinsalzpseudomorphosen, schlecht aufgeschloss. 4,00 (?) m |
| | 11,01 | |
| | Oberes Mittl. Röth. | Terrasse, nicht nachweisbar. |
| 2,50 | Terrasse II. Knollengypse, Gypsmergel u. s. w. | |
| 2,50 | Mergel. | |
| 0,15 | Dolomit mit Myophoria costata u. vulgaris. | |
| 2,60 | Rote Mergel. | |
| 0,12 | Quarzitischer Dolomit. | |
| 1,50 | Rote Mergel. | |
| 0,25 | Dolomitbank mit Myacites subundatus und Malachitkügelchen. | |
| 0,50 | Grüne Mergel. | |
| 1,50 | Rote Mergel. | |

| m | |
|---|---|
| 0,80 | Rote Mergel. |
| 1,20 | Graugrüne Mergel. |
| 0,10 | Gastropodenbank. |
| 2,00 | Graugrüne Mergel. |
| 1,00 | Gypsschiefer. |
| 2,50 | Rote Mergel mit Fasergyps und graugrünen Mergeln und Gypsschiefern. |
| 0,10 | Graue Dolomitbank. |
| 0,50 | Rote und graugrüne Mergel mit einigen dünnen Sandsteinbänkchen. |
| 0,40 | Gypsschiefer. |
| 0,60 | Nicht aufgeschlossen. |
| | 12,30 |
| | Oberes Mittleres Röth. |
| 3,00 | Terrasse II. Knollengyps, Gypsmergel u. s. w. |
| 11,80 | Rote Mergel mit viel Fasergyps, Knollengyps und mehreren grauen bis violetten quarzitischen Sandsteinbänkchen. |

| m | |
|---|---|
| | Terrasse I. |
| 2,50 | Knollengyps, Gypsmergel u. s. w. |
| 1,15 | Rote Mergel. |
| 0,09 | Quarzitbänkchen. |
| 9,00 | Rote Mergel mit Fasergyps. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 0,20 | Grüne Mergel. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 1,50 | Rote Mergel. |
| 0,15 | Quarzitbank. |
| 0,20 | Grüne Mergel. |
| | 27,01 |
| | Rote Mergel des unteren Mittleren Röths. |

| m | |
|---|---|
| | Terrasse I. |
| 3,00 | Knollengyps, Gypsmergel u. s. w. |
| | Rote Mergel mit viel Fasergyps und Knollengyps; einige grüne Mergelschmitzen und Sandsteinbänkchen. |
| 0,45 | Grüne Steinmergel mit Sandsteinbrocken. |
| 2,60 | Rote Mergel. |
| 0,02 | Dünnes Quarzitbänkchen. |
| 1,00 | Grüne Mergel. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| | 21,97 |
| | Rote Mergel des unteren Mittleren Röths. |

**Nordwestlich von Gumperda.**

| | |
|---|---|
| | Muschelkalk. Kalkmergel. |
| | Oberes Röth. |
| 4,00 | Graue Mergel, die in die Kalkmergel übergehen. |
| 0,20 | Vulgarisdolomit. |
| 1,30 | Graugrüne Mergel. |

**Bibra-Gumperda.**

| | |
|---|---|
| | Muschelkalk. Kalkmergel. |
| | Oberes Röth. |
| 4,00 | Graue Mergel, die in Kalkmergel übergehen. |
| 0,17 | Vulgarisdolomit. |
| 2,50 | Graugrüne Mergel. |

| m | |
|---|---|
| 1,80 | Violette Mergel. / Graugrüne Mergel. |
| 0,10 | Dolomitbank mit Knochenresten, Ganoidschuppen. |
| 1,50 | Graugrüne Mergel. |
| 7,00 | Rote Mergel mit Fasergyps, Knollengyps, grauen und violetten Sandsteinbänkchen. |
| 15,90 | |
| | Oberes Mittleres Röth. |
| 2,00 | Terrasse II. Terrasse aus Knollengyps. |
| 3,10 | Rote Mergel mit Fasergyps. |
| 0,30 | Quarzitbänkchen. |
| 4,00 | Rote Mergel mit Sandsteinschiefer. |
| 0,80 | System von grauen quarzitischen Sandsteinbänkchen und Mergeln. |
| 3,70 | Rote Mergel mit Faser- und Knollengyps. |
| 18,90 | |
| 2,50 | Terrasse I. Terrasse aus Knollengyps. |
| 1,70 | Rote Mergel mit viel Fasergyps. |
| 0,80 | Grüne Mergel. |
| 0,05 | Quarzitbank. |
| 0,18 | Grüne Mergel. |
| 0,15 | Quarzitbank |

| m | |
|---|---|
| 6,60 | Rote Mergel und Sandsteinbänkchen. / Graugrüne Mergel. (Diese Zone entspricht der Gastropodenbank bei Göschwitz.) / Rote Mergel mit grauen und violetten Sandsteinbänkchen mit Wellenfurchen, Gypsschiefer und Fasergyps. |
| 13,27 | |
| | Oberes Mittleres Röth. |
| 3,20 | Terrasse II. Terrasse aus Knollengyps. |
| 3,00 | Rote Mergel mit Sandsteinschiefern. |
| 0,35 | Quarzitbänkchen mit grünen Mergelzwischenlagen. |
| 3,00 | Rote Mergel und Sandsteinschiefer. |
| 1,20 | System quarzitischer Bänkchen in roten Mergeln. |
| 3,00 | Rote Mergel, schlecht aufgeschlossen. |
| 13,75 | |
| 1,80 | Terrasse I. Terrasse aus Knollengyps. |
| 1,30 | Rote Mergel. |
| 0,40 | Grüne Mergel. |
| 0,05 | Quarzitbank. |
| 0,08 | Grüne Mergel. |

| m | |
|---|---|
| 4,70 | Rote Mergel mit grünen Schmitzen. |
| 0,40 | Quarzitbank, unregelmäßig. |
| 0,20 | Grüne Mergel. |
| 2,50 | Rote Mergel mit grünen Schmitzen, oben Sandsteinbänkchen. |
| 0,05 | Quarzitbank mit Myophoria costata. |
| 1,20 | Grüne Mergel. |
| 0,07 | Quarzitbank. |
| | 43,80 |
| | Rote Mergel des unteren Mittleren Röths. |

**Engerda.**

| | |
|---|---|
| | Muschelkalk. Kalkmergel. |
| | Oberes Röth. |
| 0,20 | Quarzit. Sandsteinbank, schmutzig-grün. |
| 0,80 | Graugrüne Mergel. |
| 0,50 | Vulgarisdolomit (fehlt stellenweise). |
| 1,00 | Graugrüne Mergel. |
| 4,50 | Rote Mergel.<br>Graugrüne Mergel.<br>Rote Mergel mit grauen und violetten Sandsteinbänkchen mit Wellenfurchen. |
| | 7,00 |

| m | |
|---|---|
| 4,00 | Rote Mergel mit Fasergyps und ein Knollengypsbänkchen. |
| 0,20 | Quarzitbank mit Myophoria costata. |
| 0,10 | Grüne Mergel. |
| 2,50 | Rote Mergel mit grünen Schmitzen. |
| 0,03 | Quarzitbank mit Myophoria costata. |
| 1,40 | Grüne Mergel. |
| 0,05 | Quarzitbank mit Myophoria costata. |
| | 38,88 |
| | Rote Mergel des unteren Mittleren Röths. |

**Kugelberg.**

| | |
|---|---|
| | Muschelkalk. Kalkmergel. |
| | Oberes Röth. |
| 0,50 | Gypsschiefer. |
| 0,80 | Graugrüne Mergel. |
| 0,20 | Vulgarisdolomit. |
| 1,00 | Graugrüne Mergel. |
| 0,90 | Rote Mergel mit gelbem Knollengyps.<br>Graugrüne Mergel. |
| 0,08 | Dolomitbank. |
| 1,50 | Graugrüne Mergel. |
| 0,50 | Rote Mergel. |
| 1,25 | Gypsschiefer. |
| 3,00 | Rote Mergel. |
| 0,35 | Knollengyps. |
| 0,50 | Rote Mergel. |
| | 9,98 |

| m | |
|---|---|
| | Oberes Mittleres Röth. |
| 2,50 | Terrasse II. Terrasse aus Knollengyps. |
| 5,00 | Rote Mergel mit Faser- und Schuppengyps. Schlecht aufgeschlossen. |
| | Terrasse I. |
| 2,00 | Terrasse aus Knollengyps. |
| 15,00 | Rote Mergel mit einzelnen grünen Mergel- und Quarziteinlagerungen. Eine rote Sandsteinschiefer- und eine Knollengypsbank. |
| 0,10 | Quarzitbank. |
| 1,30 | Grüne Mergel. |
| 0,08 | Quarzitbank. |
| | 32,98 |
| | Rote Mergel des unteren Mittleren Röths. |

| m | |
|---|---|
| | Oberes Mittleres Röth. |
| 2,50 | Terrasse II. Terrasse aus Knollengyps. |
| 3,10 | Rote Mergel mit Fasergyps und Knollengyps. |
| 0,60 | System grauer und grüner schieferiger Sandsteinbänkchen. |
| 2,50 | Rote Mergel mit Knollen-Fasergyps. |
| | Terrasse I. |
| 3,70 | Terrasse aus Knollengyps. |
| 1,70 | Rote Mergel mit Fasergyps. |
| 0,40 | Grüne Mergel mit 2 Quarzitbänkchen. |
| 3,70 | Rote Mergel mit grünen Schmitzen und vereinzelten Knollengyps- und Fasergypsbänkchen. |
| 0,05 | Quarzitbank mit Myophoria costata. |
| 1,40 | Grüne Mergel. |
| 0,05 | Quarzitbank. |
| | 29,68 |
| | Rote Mergel des unteren Mittleren Röths. |

# Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere.

## Dargelegt an der Entwickelung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus.

Von

**Dr. Richard Semon,**

a. o. Professor an der Universität Jena.

Hierzu Tafel I—XIV.

---

### Einleitung.

Im Oktober 1889 stellten mir die Herren Paul und Fritz Sarasin eine reichliche Auswahl des von ihnen auf Ceylon gesammelten Materials von Ichthyophis glutinosus zur Bearbeitung der Urogenitalentwickelung zur Verfügung. Es waren im ganzen 47 Exemplare, die eine ziemlich vollständige Entwickelungsreihe von Stadien an, bei welchen eben die Kiemenknötchen hervortraten (Sarasin 35, Figur 30), bis zur völligen Ausbildung und Geschlechtsreife des Tieres darstellten. Nur die ersten Entwickelungsstadien fehlten. Der Erhaltungszustand des mit Chromsäure konservierten Materials war größtenteils für das Urogenitalsystem das durch Eröffnung der Leibeshöhle der Konservierungsflüssigkeit frei zugänglich gemacht worden war, ein vortrefflicher. Wenn ich trotzdem ein genaueres Eingehen auf die feineren histologischen Details und auf die Spermatogenese möglichst vermieden habe, so geschah dies deshalb, weil ich für derartige Untersuchungen die Kontrolle an frischem und an durch andere Methoden konserviertem Material für unerläßlich halte. Im übrigen habe ich mich möglichster Vollständigkeit befleißigt und insbesondere auch viele Abbildungen der ungewöhnlich klaren und übersichtlichen Organisationsverhältnisse gegeben, die die Urogenitalentwickelung dieses Wirbeltiers vor allen anderen, die ich kenne, darbietet.

Daß ich das Thema keineswegs erschöpft habe und das reiche Material eine viel umfassendere Ausbeutung gestattete, ist mir

selbst durchaus klar. Auch im vergleichenden Teil habe ich in keiner Weise versucht, eine erschöpfende Vergleichung des Urogenitalsystems der Wirbeltiere zu geben. Mein Ziel war nur, die Hauptetappen zu charakterisieren, die das Urogenitalsystem der Wirbeltiere in seiner stammesgeschichtlichen Entwickelung durchgemacht hat, und darzulegen, wie die oft recht abweichenden Bauverhältnisse dieses Organsystems in den verschiedenen Wirbeltierklassen sich aus einem gemeinsamen Grundplan ableiten lassen. Fragen, zu deren Beantwortung das vorliegende Beobachtungsmaterial nicht ausreichte, wurden nur flüchtig gestreift. Auch blieben viele Einzelheiten unerörtert, die sich auf morphologisch unwichtige Abweichungen beziehen, und deren Ableitung aus den dargelegten Grundzügen des Baues keine Schwierigkeit darbietet.

Die Stellung einer Tiergruppe im System kann natürlich nur unter Berücksichtigung der Gesamtorganisation und nicht durch noch so eingehende Behandlung eines einzigen Organsystems erkannt werden. Auch ist in dieser Beziehung das Urogenitalsystem bei den Wirbeltieren von viel geringerer Bedeutung als Skelett- und Nervensystem. Die phylogenetische Stellung der Coecilien ist deshalb in vorliegender Arbeit nicht weiter erörtert worden. Entwickelung und Bau der Harn- und Geschlechtsorgane zeigen bei ihnen in den meisten Punkten primitivere Verhältnisse als bei den übrigen Amphibien; andererseits ist es leichter, die Befunde bei Reptilien an sie, als an diejenigen der Urodelen und Anuren anzuknüpfen. Der naheliegende Schluß, daß die Coecilien ein einseitig entwickelter Seitenzweig der Stammgruppe der Amphibien sind und daß die Amnioten sich ihrerseits ziemlich tief unten von dieser Stammgruppe abgezweigt haben, findet durch manche andere Organisationseigentümlichkeiten seine Stütze und entspricht im allgemeinen den Resultaten, zu denen P. und F. Sarasin (35, p. 239) auf Grund viel umfassenderer Untersuchungen der vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Coecilien gelangt sind.

Wohl selten ist ein hochwichtiges Beobachtungsmaterial in so planvoller Weise gesammelt und in so ausgiebiger Weise ausgenützt worden, als von diesen beiden Forschern, die sich nicht damit begnügt haben, eine Reihe von Organsystemen selbst eingehend durchzuarbeiten, sondern die ihr Material zur Bearbeitung derjenigen Organe, die sie nicht selbst behandelt haben, in freigiebigster Weise anderen Forschern zur Verfügung gestellt haben. Ich spreche ihnen an dieser Stelle noch einmal meinen wärmsten Dank aus.

# I. Beschreibender Teil.

## Entwickelung und Bau des Urogenitalsystems von Ichthyophis glutinosus.

Wie sich im Laufe der folgenden Darstellung ergeben wird, entwickeln sich die einzelnen Teile des Exkretions- und Genitalsystems in so enger Beziehung zu einander und hängen beide Systeme unter sich von ihrer ersten Entstehung an so innig zusammen, daß es unratsam ist, die einzelnen Teile, wie Vorniere, Urniere, Nebenniere und Keimdrüse abgetrennt voneinander von ihrer ersten Entstehung an bis zur fertigen Ausbildung zu verfolgen. Obgleich die Darstellung etwas erschwert wird, und sich Wiederholungen nicht völlig vermeiden lassen werden, muß das Urogenitalsystem in den verschiedenen Entwickelungsstadien, die es durchläuft, jedesmal in seiner Gesamtheit untersucht und beschrieben werden, da es in hervorragender Weise auf das gegenseitige Verhältnis der verschiedenen Bestandteile ankommt.

Wir können in der Entwickelung des Urogenitalsystems von Ichthyophis 5 Hauptetappen unterscheiden:

1. Stadium. Erste Entstehung der Vorniere und des Vornierenganges.

2. Stadium. Vorniere wohl ausgebildet; funktioniert als einziges Exkretionsorgan des Embryos. Urniere im Entstehen begriffen. Gewisse Peritonealzellen werden als Keimzellen kenntlich. Auf dieser Stufe stehen die Embryonen, welche zwar schon drei Kiemenknötchen besitzen, aber deren Kiemen noch keine Fiederchen tragen. (Sarasin 35, erstes Heft, Figur 30—37.)

3. Stadium. Vorniere und Urniere vollentwickelt, funktionieren beide als Exkretionsorgane. Keimdrüse noch indifferent. Auf diesem Stadium stehen die Embryonen mit den gefiederten Kiemen. Sarasin Figur 38—48. Bei den älteren (Sarasin, Figur 46—48) zeigt sich eine rasch fortschreitende Rückbildung der Vorniere.

4. Stadium. Vorniere rückgebildet und funktionslos. Keimdrüse geschlechtlich differenziert, aber noch unreif. Umfaßt das Larvenstadium von Ichthyophis, in welchem die Tiere im Wasser leben und nach Verlust der Kiemen Luft von der Oberfläche durch den Mund einatmen. Das am Ende des vorigen Stadiums unterhalb der letzten Kiemenfeder durchbrochene Kiemenloch ist bestehen geblieben (SARASIN, Figur 49—54).

5. Stadium. Stadium der Geschlechtsreife. Tiere leben unterirdisch im Boden. Kiemenöffnung geschlossen (SARASIN, Figur 1).

**1. Stadium.** Erste Entstehung der Vorniere und des Vornierenganges.

Leider stand mir von diesem Stadium kein Exemplar zur Verfügung. Ich kann daher keinerlei Angaben über die erste Entstehung der Vorniere und des Vornierenganges bei Ichthyophis machen. Im vergleichenden Teil werde ich die diesbezüglichen Thatsachen, die bei anderen Amphibien und bei den übrigen Wirbeltierklassen festgestellt worden sind, erörtern.

**2. Stadium.** Vorniere voll ausgebildet, funktioniert als einziges Exkretionsorgan des Embryos. Urniere im Entstehen begriffen. Gewisse Peritonealzellen werden als Keimzellen kenntlich. Embryonen mit drei Kiemenknötchen, aber ohne Kiemenfiederchen (SARASIN, Figur 30 bis 37; vorliegende Arbeit, Tafel I, Figur 1 und 2, Tafel IV und V).

## Vorniere.

Von diesem Stadium standen mir drei Embryonen zur Verfügung, die sämtlich auf Querschnittsserien untersucht worden sind. Die Querschnitte wurden der Reihe nach gezeichnet und aus den Zeichnungen das Bild der Vorniere rekonstruiert. Figur 1 ist eine derartige Rekonstruktion der Vorniere aus 180, Figur 2 die einer etwas älteren Vorniere aus 150 Schnitten. Die Rekonstruktionen sind in allen Längenmaßen genau, dagegen insofern schematisiert, als die Kanäle, welche dicke Schläuche vorstellen, als Linien eingetragen sind. Das wahre Bild eines Vornierenkanals mit Trichter erhält man aus Figur 5, Tafel III. In den Figuren 1—3 auf Tafel I ist das Gewirr der Kanäle, die einander innig berühren und sich in den verschiedensten Richtungen des Raumes winden, entwirrt und in eine Ebene ausge-

breitet worden. Dieser Schematismus der Rekonstruktion ließ sich nicht ohne Beeinträchtigung der Klarheit beseitigen. Zur Korrektur der Vorstellung, die man sich von der Vorniere zu machen hat, betrachte man Figur 4a auf Tafel II. Letztere Abbildung eines Totalpräparats giebt uns das wirkliche Aussehen einer Vorniere wieder. Freilich ist es eine etwas ältere Vorniere, die dem dritten Entwickelungsstadium entspricht, nicht dem zweiten, mit dem wir uns jetzt beschäftigen. Die Rekonstruktion, die dem Stadium jener Totalansicht etwa entspricht, finden wir in Figur 3. Doch ist leicht ersichtlich, daß die Differenz im Bau der Vorniere zwischen Figur 1 und 2 einerseits, Figur 3 andererseits keine sehr bedeutende ist. Proximalwärts reicht die Vorniere bis zur Vereinigungsstelle der beiden Aortenwurzeln oder auch bei hoher Lage dieser Vereinigung nicht ganz so hoch hinauf. Von da erstreckt sie sich abwärts durch 12—13 Segmente. In Figur 1 ist sie in fast allen ihren Bestandteilen schon voll ausgebildet. Sie stellt sich als eine streng paarige Bildung dar. Jede Hälfte besteht aus einer größeren Anzahl von Querkanälen, die in einen im oberen Abschnitte etwas gewundenen, im unteren noch gestreckten Längskanal einmünden. Dieser Längskanal ist der Vornierengang; er setzt sich nach unten bis zur Kloake fort, in die er einmündet.

Das andere Ende der Querkanälchen gabelt sich in zwei Äste, von denen jedesmal der eine in die freie Leibeshöhle, der andere in einen vor der Aorta gelegenen retroperitonealen Hohlraum einmündet.

Je ein solcher Hohlraum liegt rechts und links vor der Aorta und begleitet dieselbe im ganzen Bereich der Vorniere. Morphologisch sind beide Hohlräume als Divertikel der unsegmentierten Leibeshöhle aufzufassen, von der sie sich im Laufe der ontogenetischen Entwickelung allmählich abgeschnürt haben. Das läßt sich mit Leichtigkeit bei anderen Amphibien und anderen Wirbeltierklassen feststellen, und auch bei Ichthyophis, bei welchem in meinen jüngsten Stadien die Abschnürung schon größtenteils vollzogen ist, kommuniziert dann vorläufig doch noch das proximale Ende sowohl des rechten wie des linken Hohlraums direkt mit der freien Leibeshöhle durch einen langen, schmalen Längsspalt (Figur 1). Das Leibeshöhlenepithel setzt sich dort ununterbrochen und ohne Veränderung in das des Hohlraums fort. In älteren Stadien (Figur 2) ist auch diese Kommunikation verklebt, und beide Hohlräume stellen proximal wie distal geschlossene Säcke dar.

In dem etwas jüngeren Stadium Figur 1 zeigt das Lumen jedes Sackes bedeutende Schwankungen im Längsverlauf des Gebildes. Immer da, wo ein Trichter der oben erwähnten Querkanäle der Vorniere einmündet, erweitert sich der Hohlraum beträchtlich. In den zwischenliegenden Partien verengert er sich wieder bis zur Berührung seiner dorsalen und ventralen Wandung. Diese Verengerung rührt daher, daß an dieser Stelle eine vorläufig noch solide, segmentale Gefäßsprosse aus der Aorta die dorsale Wand gegen die ventrale hin einstülpt (Figur 1). Doch läßt sich die Kontinuität der gesamten Bildung auch an jenen Stellen deutlich verfolgen. Etwas ältere Stadien (Figur 2) zeigen in dieser Beziehung ganz ähnliche Verhältnisse. Eine Wundernetzbildung am Ende der segmentalen Gefäßsprossen ist noch nicht erfolgt.

Wie oben angegeben, pflegt sich jeder Querkanal in zwei Schenkel zu spalten. Der eine mündet durch einen Trichter in das abgeschnürte Leibeshöhlendivertikel: wir nennen ihn den *Innentrichter*; der andere mündet in die freie Leibeshöhle: wir nennen ihn den *Außentrichter*. Tafel I, Tafel II, Figur 4a, Tafel 5, Fig. 17 und 18, Tafel VI, Figur 19a und b geben über die Lage und das Verhältnis der beiden Trichter Auskunft.

Im jüngsten Stadium (Figur 1) besitzt jeder Querkanal sowohl einen Außen- wie einen Innentrichter. In älteren Stadien leitet sich insofern eine Rückbildung ein, als an den obersten Querkanälen die Innentrichter, an den untersten die Außentrichter rückgebildet werden. Nur die mittleren Querkanäle besitzen beide Trichterarten in voller Ausbildung. Der zeitliche Beginn und die Ausdehnung dieser Rückbildung unterliegt individuell bedeutenden Schwankungen (vgl. Fig. 2, 3, 4).

Auf Figur 1 hat man den Eindruck, als ob die Querkanäle und Trichter der Vorniere trotz einiger Unregelmäßigkeit doch ausgesprochen segmentale Anordnung zeigen, und in der That lehrt die Untersuchung, daß die 12 (resp. 13) Kanäle und Trichter 12 (resp. 13) Körpersegmenten des Embryos entsprechen. Später ändert sich dies insofern, als das Wachstum der Vorniere mit dem des übrigen Körpers nicht gleichen Schritt hält, so daß im dritten Entwickelungsstadium auf 11 Vornierensegmente nur 7 Körpersegmente kommen. Doch zeigt schon das bloße Aussehen der Vorniere in jener Zeit (Tafel II, Figur 4), daß es sich dabei um ein sekundäres Zurückbleiben im Wachstum handelt.

Wie aus den Abbildungen (Figur 1 und 2) ersichtlich, zeigen Trichter und Querkanäle in den verschiedenen aufeinanderfolgen-

den Segmenten, und ebenso auch in demselben Segmente die entsprechenden Bildungen der rechten und linken Seite zu einander mannigfache kleine Abweichungen und Schwankungen. Niemals ist das Bild ein so regelmäßiges, wie die Urniere es in entsprechenden Entwickelungsstadien bietet. Kein Wunder, da es sich um ein nur temporär funktionierendes, baldiger Rückbildung geweihtes Gebilde handelt.

So besitzt zum Beispiel in Figur 1 die Vorniere linkerseits (auf der Figur rechts) proximalwärts einen Querkanal mit Außen- und Innentrichter mehr als rechterseits. Diesen Kanal mit Trichtern habe ich mit *o* bezeichnet. Bemerkenswert ist, daß der Längskanal, in den er einmündet, sich nicht direkt in den Vornierengang fortsetzt, sondern von demselben durch eine kurze Unterbrechung getrennt ist. Diese Eigentümlichkeit läßt sich auf zwei Weisen, entweder als Bildungshemmung oder aber als Rückbildung deuten. Da alle neueren Untersuchungen darin übereinstimmen, daß sich der Vornierengang im Bereich der Vorniere durch Verwachsung der peripheren Enden der Vornierenkanälchen bildet, erscheint die ersterwähnte Deutung als die weitaus wahrscheinlichere. Ebenso zu beurteilen ist der Umstand, daß die untersten Vornierenkanäle zunächst noch keine Verbindung mit dem Vornierengang zeigen (Figur 1 rechts in der Figur der XI. und XII., links der XII.), später aber meist noch den Anschluß zu erreichen scheinen (Figur 2). Doch kann es auch vorkommen, daß der Anschluß von den letzten Trichtern niemals erreicht wird (Figur 3).

Meistens mündet jeder Querkanal für sich in den Vornierengang oder strebt wenigstens auf ihn zu. Zuweilen, obwohl ziemlich selten, münden zwei Querkanäle mit einem gemeinsamen Endstück in den Längskanal, z. B. auf Figur 1 links in der Figur der IX. und X., Figur 2 rechts in der Figur der VI. und VII., links der VII. und VIII.

Noch eine Eigentümlichkeit will ich erwähnen, auf deren Bedeutung ich später zurückkomme. Ab und zu sehen wir nämlich den Hohlraum der abgeschnürten Leibeshöhle durch einspringende Falten in zwei hintereinanderliegende Abschnitte geteilt. Dann kommt es zuweilen vor, daß der zum Innentrichter führende Kanal sich in zwei Schenkel spaltet, die beide in einen Innentrichter auslaufen, der eine für den vorderen, der andere für den hinteren Abschnitt der abgeschnürten Leibeshöhle. Solch einen Fall sehen wir auf Tafel I in Figur 1 rechts an Kanal III.

Ursprünglich haben wohl alle Querkanäle einen gestreckten

Verlauf, wie ihn in meinem jüngsten Stadium Figur 1 noch die obersten und die untersten zeigen. Später beginnen sie sich in einer Weise zu schlängeln, die zwar in den Hauptzügen einen gleichen Typus erkennen läßt, dabei aber doch große Unregelmäßigkeiten aufweist. Ein Blick auf die Figuren der Tafel I wird hierüber Auskunft geben. Charakteristisch für die Windungen der Vornierenkanälchen im Gegensatz zu denen der Urniere ist die Blindfortsatzbildung, die meistens die Einleitung dazu bildet, daß eine bestimmte Kanalstrecke sich windet. Die Kuppe der Windung wird dann gewöhnlich durch den Blindfortsatz gekrönt. Solche Blindfortsätze mangeln den Windungen der Urnierenkanäle vollständig.

Der Längskanal (Vornierengang) ist im Bereich der Vorniere zunächst in seinem unteren $^4/_5$ durchaus gestreckt. Das obere Fünftel dagegen zeigt sich auch bei meinen jüngsten Exemplaren mehr oder weniger gewunden. Ich kann nicht entscheiden, ob sich diese Windungen des oberen Fünftels resp. Viertels gleich bei der ersten Entstehung des Ganges gebildet haben oder erst sekundär aufgetreten sind. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung kann man dann eine fortschreitende Schlängelung des Ganges im ganzen Bereich der Vorniere verfolgen; doch erstreckt sich diese Bildung von Windungen am Vornierengang nie tiefer abwärts als bis zu der Stelle, an welcher die ersten Urnierenkanälchen auftreten und in den Gang einmünden (Tafel I, Figur 3).

## Urniere.

Wie schon in der Überschrift dieses Abschnittes angedeutet ist, besitzt der Embryo auf diesem Stadium nur in der Vorniere ein funktionierendes Exkretionsorgan. Urnierenkanäle sind allerdings angelegt; sie stehen aber auf einer sehr niederen Entwickelungsstufe, haben auch bis jetzt die Verbindung mit dem Ausführgang (Vornierengang) nicht erreicht, so daß sie entschieden noch als funktionslos zu bezeichnen sind.

Bekanntlich schreitet die Entwickelung der Segmente am Wirbeltierembryo von vorn nach hinten fort, das heißt die hinteren Segmente sind weniger weit ausgebildet, repräsentieren jüngere Entwickelungsstadien als die vorderen. Wir können also manche Entwickelungsphänomene an demselben Embryo studieren, wenn wir in der Untersuchung von den hinteren Segmenten zu den vorderen aufsteigen. Ganz besonders eignen sich für diese Untersuchungsmethode so langgestreckte, eine überaus große Anzahl

von Segmenten besitzende Tiere wie die Coecilien. Die Differenz in der Ausbildung der Segmente des Hinterendes, der Körpermitte und des vorderen Rumpfabschnittes ist hier sehr bedeutend, wie die Tafeln IV und V veranschaulichen, die bei demselben Embryo von hinten nach vorn fortschreitende Querschnitte durch Rumpfsegmente im Bereiche der Urniere und des distalen Endes der Vorniere darstellen.

Schon bei meinen jüngsten Embryonen sind am Vorderende des Rumpfes gleich unterhalb der Vorniere die Urnierenanlagen fertig entwickelt; nach hinten zu dagegen ist die Ausbildung immer weniger weit fortgeschritten, bis endlich in den hintersten Abschnitten, in denen bei älteren Stadien noch Urnierenkanälchen zur Ausbildung kommen, dieselben auf diesem Stadium noch nicht in Erscheinung getreten sind.

Ich wende mich zunächst zur Betrachtung der letzterwähnten Segmente.

Wie Figur 9 auf Tafel IV zeigt, haben sich die Ursegmentplatten von den Seitenplatten schon vollkommen abgeschnürt. Die Epithellagen der unsegmentierten und der segmentierten Coelombildung sind aber an der Abschnürungsstelle in Kontakt geblieben, und es sei gleich hier darauf aufmerksam gemacht, daß dieser Kontakt dauernd erhalten bleibt und den Anknüpfungspunkt zu wichtigen Weiterbildungen darstellt [1]).

Das Ursegment stellt eine einheitliche, mit weitem Hohlraum versehene Bildung dar. In der halben Höhe des Somiten bemerkt man einen ansehnlichen Wulst an der medialen Somitenwand, der sich zwischen Aorta und Chorda einschiebt. Es ist der Sklerotomwulst, von dem aus bald eine Einwucherung von mesenchymatösem Gewebe zwischen die mediale Wand des Somiten einerseits, Chorda und Medullarrohr andererseits seinen Ausgang nimmt (Tafel IV, Figur 11, 12). Lateral von der Stelle, an welcher die Abschnürung der Ursegmente von den Seitenplatten erfolgt ist, und die in den Figuren wegen des bleibenden Zusammenhanges beider Bildungen als „Kontaktstelle" bezeichnet worden ist, liegt der fertig ausgebildete Vornierengang.

Figur 9, Tafel IV stellt einen Querschnitt durch das oberste

1) In den allerletzten Segmenten vor der Kloake, in welchen überhaupt keine Urnierenbildung stattfindet, geht der Kontakt verloren, und die Seitenplatten schnüren sich vollkommen von den Ursegmenten ab.

Segment im Urnierenbereich des Rumpfes dar, das noch eine große, ungeteilte, bis zur „Kontaktstelle" reichende Ursegmenthöhle besitzt. Hier wie in den folgenden Figuren sind immer Schnitte zur Darstellung gewählt, die die Segmente möglichst in ihrer Mitte treffen.

Im nächsthöheren Segment (Tafel IV, Figur 10) ist die Ursegmenthöhle durch das Auftreten einer Scheidewand in zwei Abschnitte gesondert: einen dorsalen und einen ventralen. Noch deutlicher tritt uns diese Sonderung zwei Segmente weiter nach oben entgegen (Tafel IV, Figur 11).

Wir haben also im Laufe der Entwickelung eine Teilung der ursprünglich einheitlichen Ursegmenthöhle zu verzeichnen. Es entsteht die Frage: Was bedeuten die beiden Teile und was wird aus ihnen? Die Untersuchung älterer Segmente liefert hierauf eine präzise Antwort.

Vergleichen wir das Segment Figur 11 mit dem erheblich höher gelegenen und somit weiter entwickelten, das in Figur 12 dargestellt ist, so sehen wir und können es auch kontinuierlich durch Aufsteigen in die Schnittserie verfolgen, daß das Lumen des dorsal gelegenen Ursegmentabschnittes geschwunden ist, indem die Zellen der medialen Wandung unter reichlicher Vermehrung sich bis an die laterale Wand vorgeschoben haben. Aus diesen Zellen der medialen Wand entsteht die Seitenrumpfmuskulatur; aus denen der lateralen Wand die Cutis.

Vom dorsalen Abschnitt des Ursegments hat sich der ventrale jetzt vollkommen abgeschnürt, indem die ursprünglich vom Sklerotomwulst zur lateralen Ursegmentwand hinüberziehende Scheidewand sowohl dem dorsalen wie dem ventralen Abschnitt eine Begrenzungsschicht geliefert hat. Zwischen diesen beiden Begrenzungsschichten hat sich aber der mittelste Teil der Scheidewand als eine Gewebsplatte erhalten, die vom Sklerotomwulst quer zwischen dorsalem und ventralem Somitenabschnitt herüberzieht und beide jetzt noch deutlicher trennt (Figur 12).

Die ventralen Abschnitte der Somiten stellen nunmehr allseitig geschlossene, streng segmental geordnete Epithelbläschen dar. Ihr Kontakt mit der Wandung der Seitenplatten an der oben bezeichneten Stelle hat sich erhalten, aber insofern modifiziert, als der Kontakt, der sich in jüngeren Stadien (Figur 11) von der Umschlagsstelle des Peritoneums bis in die Nähe des Vornierenganges erstreckte, jetzt durch Zwischenlagerung von Bindegewebszellen an zwei getrennten Stellen für jedes Segment

stattfindet. Einmal in der Nähe des Vornierenganges: ich bezeichne ihn als Kontakt a; zweitens an der Umschlagsstelle des Peritoneums: ich bezeichne ihn als Kontakt b.

Jene ventralen Somitenabschnitte sind, wie die spätere Entwickelung lehrt, nichts anderes als die Nierenanlagen.

Wir sind demnach berechtigt, den dorsalen Somitenabschnitt als Myotom, den ventralen als Nephrotom zu bezeichnen.

Es liegt somit, was die Nierenanlage anbetrifft, ein Entwickelungsgang vor, wie er mit gewissen Abweichungen zuerst von A. SEDGWICK (36) sowohl für Elasmobranchier als auch für Amnioten (Vögel) beschrieben worden ist.

Jene Abweichungen beziehen sich im wesentlichen nur auf zeitliche Verschiebungen in bezug auf die Abschnürung der verschiedenen Coelomabschnitte voneinander.

Durch die Untersuchungen von RÜCKERT (34), VAN WIJHE (51), RABL (32), ZIEGLER (54) fand die wichtige Entdeckung SEDGWICK's für Elasmobranchier ihre volle Bestätigung. Bis dahin hatte man nämlich ganz allgemein und in allen Gruppen die sogenannte Urnierenanlage entweder auf Wucherungen oder auf Einstülpungen des parietalen Blattes der Seitenplatten zurückgeführt. Eine solche Entstehung vindizierte in einer 1886 erschienenen Arbeit HOFFMANN (17) den Urnierenkanälen der Amphibien, Urodelen sowohl wie Anuren. Dagegen beschreibt HOFFMANN in einer späteren Arbeit (18) die Bildung der Urnierenkanälchen bei Reptilien (Lacerta) in einer mit den Befunden bei Selachiern, Coecilien und Vögeln viel besser übereinstimmenden Weise.

Die oben mitgeteilten Untersuchungen bei Coecilien beweisen, daß in dieser Amphibiengruppe ein prinzipiell vollkommen identischer Bildungsprozeß der segmentalen Nierenbläschen stattfindet, wie bei den Selachiern. Der einzige Unterschied beruht in einer zeitlichen Verschiebung: bei Selachiern schnürt sich das Nephrotom vom Myotom zu einer Zeit ab, in welcher die Epithelien des Ursegments noch kontinuierlich mit denen der Seitenplatten zusammenhängen; bei Coecilien hatten sich zu dieser Zeit schon Ursegmente und Seitenplatten voneinander abgelöst. Doch ist diese Differenz keine sehr bedeutende. Denn die Abschnürung der Seitenplatten von den Ursegmenten ist auch bei Coecilien keine vollständige, da ein Zusammenhang in jedem Segmente erhalten bleibt. Dieser Zusammenhang ist in den Figuren 9—12 als „Kontaktstelle" bezeichnet.

Ein Teil dieses Zusammenhanges, derjenige, der in Figur 12 mit Kontakt a bezeichnet ist, erhält sich dauernd und aus ihm

wird der bekannte Peritonealtrichter der Amphibienniere. Auch bei Selachiern scheint zuweilen zeitweilig nur ein Kontakt und keine offene Kommunikation des Nephrotoms und Seitenplattencoeloms zu existieren, wie Rückert (34) und Ziegler (54) übereinstimmend berichten. Letzterer sagt darüber: „Wenn die Entstehung der Leibeshöhle in den Embryonalkörper vordringt, setzt sich der Hohlraum mit der Höhle jedes Ursegmentes in Verbindung; in der Mitte jedes Ursegmentes kommunizieren die Höhlen, oder es setzen sich doch wenigstens die beiden Epithellamellen des Ursegmentes kontinuierlich in die Seitenplatten fort“ [1]).

Urodelen und Anuren habe ich auf diese Verhältnisse nicht untersucht. Zweifelsohne werden bei ihnen die Dinge prinzipiell nicht anders liegen als bei Elasmobranchiern, Coecilien, Reptilien und Vögeln.

Noch ältere Stadien (Tafel V, Figur 13 und 14) bieten insofern bemerkenswertes, als die eigentliche Nierenanlage durch Zwischenlagerung von Bindegewebe noch weiter von den Seitenplatten oder kurz gesagt der Leibeshöhle dorsalwärts abgedrängt wird und so noch weiter retroperitoneal zu liegen kommt. Dabei erhalten sich aber die beiden Kontaktstellen a und b. Beide werden dadurch zu Epithelsträngen ausgezogen. Der Epithelstrang des Kontaktes a wird, wie oben erwähnt, zum Peritonealtrichter der Urniere.

Da, wo der Epithelstrang des Kontaktes b in das Peritonealepithel übergeht, beginnen sich in letzterem einige Zellen in eigentümlicher Weise zu vergrößern: diese Stelle wird dadurch als Ausgangspunkt der Keimdrüse gekennzeichnet (Tafel V, Figur 13 und 14).

### Übergangsgebiet von Vorniere uud Urniere.

Bisher wurden unter der Überschrift „Vorniere“ und „Urniere“ zwei Bildungen beschrieben, von denen die erstere, mehr proximalwärts gelegene, auf dem uns beschäftigenden Stadium eine volle Ausbildung als Exkretionsorgan zeigt, die andere, in tiefer gelegenen Segmenten angetroffene sich als eine noch recht indifferente, bis jetzt nicht funktionierende „Anlage“ charakterisieren läßt. Das Recht, die eine Bildung als Vorniere zu bezeichnen, leitet sich aus verschiedenen, später zu erörternden Eigentümlich-

---

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

keiten ihrer Organisation und aus ihrem späteren Entwickelungsgange ab. Ebenso wurde oben schon hervorgehoben, daß die tiefer gelegenen segmentalen Epithelbläschen später zu den segmentalen Urnierenkanälchen werden.

Es fragt sich aber: giebt es eine scharfe Grenze zwischen beiden Bildungen? ist es möglich, mit Bestimmtheit anzugeben: hier hört die Vorniere auf; hier fängt die Urniere an?

Zur Beantwortung dieser Frage ist ein näheres Eingehen auf das Übergangsgebiet von Vorniere und Urniere notwendig. Denn bei Ichthyophis werden Vorniere und Urniere nicht wie bei Urodelen und Anuren durch eine Anzahl von Segmenten getrennt, die weder Vornieren-, noch Urnierenkanälchen enthalten; ganz im Gegenteil finden wir bei unserem Tiere in späteren Entwickelungsstadien Segmente, in denen beide Bildungen einträchtig zusammen vorkommen (Tafel VI, Figur 22, Tafel VIII, Fig. 27).

Wenden wir zunächst den untersten Vornierenkanälen unsere Aufmerksamkeit zu, so sehen wir (Tafel I, Figur 1, 2), daß dieselben ganz wie die Urnierenkanälchen der tieferen Segmente auch noch zunächst keine Verbindung mit dem Vornierengange haben. In Figur 1 ist das XII. Kanälchen als das letzte Vornierenkanälchen bezeichnet; die Epithelbläschen der folgenden Segmente sind als 1., 2. u. s. w. Urnierenbläschen bezeichnet. Mit welchem Rechte ist dies geschehen? könnte es sich nicht ebenso gut um jüngere, weniger entwickelte Vornierenanlagen handeln?

Das erste der fraglichen Epithelbläschen (Tafel I, Figur 1 links) steht ventralwärts und nach innen mit einem Hohlraum in Verbindung, der sich bei näherer Untersuchung als eine Fortsetzung der „abgeschnürten Leibeshöhle" der Vorniere ausweist (Tafel V, Figur 18).

Wird unsere Vermutung, dass wir es wirklich mit einer Vornierenbildung zu thun haben, durch diesen Befund scheinbar bestätigt, so steht damit in Widerspruch, daß unser Bläschen zwar auch durch einen Epithelstrang mit dem parietalen Blatt des Peritoneums in Verbindung steht. Dieser Strang aber, aus dem später ein Peritonealtrichter wird, entspricht seiner Lage nach genau einem Peritonealtrichter d e r U r n i e r e (Tafel IV, Figur 12, Kontakt a), nicht einem Außentrichter der Vorniere (Tafel V, Figur 17).

Um über die Bedeutung des Bläschens und seiner Verbindungen ins Klare zu kommen, ist es notwendig, vorgreifend seine spätere Entwickelung ins Auge zu fassen.

Auf Tafel VIII, Figur 27 ist ein Querschnitt durch ein entsprechendes Segment in einem älteren Stadium dargestellt. Aus dem Epithelbläschen ist ein Urnierenkanälchen mit Malpighi'schem Körperchen und Peritonealtrichter geworden. Jenes Körperchen stößt aber nach innen zu an ein medial vor der Aorta gelegenes Gebilde, welches, aus der abgeschnürten Leibeshöhle hervorgegangen, den Malpighi'schen Körper der Vorniere vorstellt. Wir haben also in Figur 18 eine Anlage vor uns, die aus ihrem ventralen Teil Vorniere, aus ihrem dorsalen Urniere hervorgehen läßt. Die Vornierenbildung pflegt allerdings in diesem Segment in rudimentärer Weise zu erfolgen, da im wesentlichen nur der Malpighi'sche Körper der Vorniere sich soweit fortsetzt. Der Außentrichter pflegt zu fehlen oder rudimentär zu sein. Ein Innentrichter (Tafel VIII, Figur 27) ist vorhanden, aber die Fortsetzung desselben in einen Querkanal ist stets mehr oder weniger rückgebildet, und nie erreicht dieser Querkanal später noch den Vornierengang (Tafel I, Figur 3, Vornierenkanal X).

Dagegen erhält sich der Zusammenhang des Malpighi'schen Körpers der Vorniere mit der Urniere durch eine segmentale Verbindung. Aus dem Urnierenanteil der letzteren wird das Malpighi'sche Körperchen der Urniere.

Im nächsttieferen Segment des jungen Stadiums (Taf. V, Fig. 17) liegen die Dinge eigentlich ganz ebenso wie in dem eben besprochenen 1. Urnierensegment. Auch hier hängt das Epithelbläschen ventral mit einem allerdings soliden Epithelrohr zusammen, das sich als eine Fortsetzung der abgeschnürten Leibeshöhle (Malpighi'scher Körper) der Vorniere erweist. Die Zellen des Epithelrohrs zeigen hier eine eigentümliche Anordnung; sie bilden unregelmäßige solide Epithelkugeln und Schläuche. In dieser Form setzt sich die Fortsetzung der abgeschnürten Leibeshöhle der Vorniere nach unten hin fort, soweit überhaupt Nephrotombildungen erfolgen.

Jedesmal, wo segmental eine Verbindung mit dem Nephrotom erfolgt, zeigt das Gebilde eine Anschwellung. In den Zwischenräumen zwischen den Segmenten ist die Bildung manchmal so verdünnt, daß ihr Querschnitt nur wenige Zellen enthält. Ein kontinuierlicher, intersegmentaler Zusammenhang ist jedoch an guten Präparaten auch in den jüngsten Stadien unverkennbar.

Aus jenem paarigen Epithelstreifen nun, der Fortsetzung der abgeschnürten Leibeshöhle der Vorniere, und seinen segmentalen

Verbindungen mit der Urniere wird der nicht nervöse Teil der Nebenniere (interrenales Organ).

Daß der Hohlraum, den wir nebst seinem Inhalt als MALPIGHI'schen Körper der Vorniere bezeichnet haben, ein Divertikel der unsegmentierten Leibeshöhle ist, und zwar des am meisten ventral und medial gelegenen Teiles derselben, kann keinem Zweifel unterliegen und läßt sich entwickelungsgeschichtlich direkt nachweisen.

Dasselbe gilt von seiner Fortsetzung, dem ebenerwähnten Epithelstrang, der zur Nebenniere wird. Da in demselben das Lumen verloren gegangen ist, bildet er sich nicht als hohle Abschnürung, sondern als solide Wucherung gerade an der Umschlagsstelle des Peritoneums, wo parietales und viscerales Blatt ineinander übergehen (Taf. IV, Fig. 9—12). Hier ist er in jüngeren Stadien als unsegmentierter paariger Streifen leicht aufzufinden. Wie ersichtlich (Fig. 12), liegt er medial von der Stelle des Peritoneums, an welcher später die Epithelzellen sich in Keimzellen umwandeln. Er entspricht dem innersten Winkel des Kontaktes zwischen Nephrotom und Seitenplatten und später, nach Teilung des Kontaktes in 2 Verbindungen, dem innersten Winkel des Kontakts b.

In älteren Stadien schnürt sich die streifenförmige Epithelverdickung ganz vom Peritoneum ab und kommt retroperitoneal zu liegen. Dabei verliert sie aber nicht ihre Verbindung mit Kontakt b, der sich zu einem segmentalen Epithelstrang ausgezogen hat, sondern ist in jedem Segment mit jenem Epithelstrang durch einen medial zu letzterem tretenden Strang (Nebennierenstrang) verbunden (Tafel V, Figur 13, 14).

Anders ausgedrückt können wir sagen, daß medial von der Wand jedes Urnierenkanälchens ein Epithelstrang ausgeht, der sich in zwei Arme gabelt; der eine tritt zur Nebenniere, der andere zur Keimdrüse. Beide sind Derivate der ursprünglichen Verbindung zwischen Nephrotom und Seitenplatten und zwar des inneren Teils dieser Verbindung, des Kontaktes b. In denjenigen Segmenten, in denen keine Keimdrüse zur Entwickelung kommt, abortiert die zu ihr gehörige Verbindung, die wir Sexualstrang nennen wollen. Nebennierenstränge dagegen finden sich in allen Segmenten. Die gemeinsame Wurzel beider Stränge geht in die Kapsel des MALPIGHI'schen Körperchens der Urniere über. Wir bezeichnen die gemeinsame Wurzel als Segmentalstrang (vgl. auch Tafel XIV, Figur 60).

## Keimepithel.

Teilen wir die Rumpfgegend, in welcher sich Urnierenbläschen anlegen, der Länge nach in 4 gleiche Teile, so findet sich, daß das Keimepithel auf den zweiten und dritten und etwa die Hälfte des vierten Abschnitts beschränkt ist. Sowohl in der obersten als in der alleruntersten Urnierenregion kommt es nicht zur Bildung einer Keimfalte.

In unserem Stadium macht sich die Keimepithelanlage dadurch bemerklich, daß in einem Längsstreifen des parietalen Peritoneums lateral und unmittelbar neben dem Längsstreif, den wir als Anlage der Nebenniere bezeichnet haben, eine Wucherung des Peritonealepithels stattfindet. Diese Wucherung besteht nicht in einfacher Zellvermehrung, sondern auch in einer beträchtlichen Vergrößerung und Umgestaltung einer Anzahl von Peritonealzellen, auf die in einem folgenden Abschnitt näher eingegangen werden soll. Die so veränderten Zellen werden als Ureier oder besser als Urkeimzellen bezeichnet. Meistens behalten sie nicht ihre oberflächliche Lage, sondern rücken in die Tiefe des an dieser Stelle mehrschichtig gewordenen Peritonealepithels. In diesem und auch noch in dem folgenden Entwickelungsstadium findet sich auf einem Querschnitt nie mehr als eine Urkeimzelle. Der Epithelstreifen der Keimdrüse und der medial davon gelegene Streifen der Nebenniere stehen von Segment zu Segment durch den Kontakt b in Verbindung mit den Ursegmenten, beziehentlich den Nephrotomen. Wie schon oben erwähnt, erhält später der Nebennierenstreifen eine retroperitoneale Lage, während der Keimepithelstreifen seine peritoneale Lage beibehält. Der Kontakt hat sich mittlerweile zu einem Epithelstrang ausgezogen, der im Nephrotom wurzelt. Ein Ast dieses Stranges zieht zur Nebenniere (Nebennierenstrang); ein anderer zum Keimepithel (Sexualstrang) (Tafel V, Figur 13, 14).

Vom Müller'schen Gange läßt sich auf diesem Entwickelungsstadium noch keine Spur wahrnehmen.

**3. Stadium.** Vorniere und Urniere, in ihren typischen Bestandteilen ausgebildet, funktionieren beide als Exkretionsorgane. Keimdrüse noch indifferent. (Embryonen mit gefiederten Kiemen (Sarasin, Figur 38—48). Bei den älteren (Sarasin, Figur 46—48) zeigt sich eine rasch fortschreitende Rückbildung der Vorniere).

## Vorniere.

Figur 3 auf Tafel I ist die lineare Rekonstruktion einer Vorniere auf diesem Stadium nebst den daran anschließenden Urnierensegmenten. Figur 4, Tafel II ist die Oberflächenansicht eines Totalpräparats desselben Stadiums.

Was beim Vergleiche von Figur 1 und 2 mit Figur 3 zunächst auffällt, ist die viel stärkere Schlängelung der Kanäle. Nicht nur die Querkanäle zeigen dieselbe; auch der Längskanal oder Vornierengang, der im früheren Stadium nur an seinem obersten Ende einige Windungen machte, im übrigen aber völlig gestreckt verlief, hat sich jetzt im ganzen Bereich der Vorniere, den untersten Abschnitt ausgenommen, so stark gewunden, daß sich nicht mehr sagen läßt, welche Schlingen ihm selbst, welche den in ihn einmündenden Querkanälen angehören (vgl. Figur 3).

Diese Veränderung ist von keiner prinzipiellen Bedeutung. Wichtiger ist, daß die segmentalen Gefäßsprossen aus der Aorta, die wir als solche im vorigen Stadium kennen gelernt, und von denen wir bemerkt haben, daß sie segmental zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Innentrichtern die dorsale Wand der abgeschnürten Leibeshöhle gegen die ventrale entgegenbuchten (Fig. 1, 2), nunmehr ein Lumen erhalten und an ihrem Ende ein Wundernetz (Glomerulus) entwickelt haben.

In der Oberflächenansicht Figur 4 a lassen sich nunmehr eine Anzahl getrennter, abgegrenzter Glomeruli unterscheiden. Um diese Zeit beginnt die Vorniere im Wachstum zurückzubleiben. Da sie unten durch ihren Gang an der Kloake fixiert ist, oben aber nicht fixiert, so wird sie infolge der Wachstumsdifferenz gegen die Körpersegmente und die Aorta nach unten verschoben oder sozusagen herabgezogen. So machen auch die von der Aorta zum Malpighi'schen Körper der Vorniere tretenden Glomeruli natürlich jene Verschiebung mit; da sie aber ihrerseits an der Aorta fixiert sind, welche im Wachstum nicht zurückbleibt, so müssen sie von ihrem Aortenursprung zum und im Malpighi'schen Körper schräg herabsteigen (Tafel I, Figur 3, Tafel VI, Fig. 20).

Durch diese eigentümlichen Wachstumserscheinungen kommt, wie leicht durch Vergleichung der Figuren 1—3 einzusehen ist, die eigentümliche, man könnte sagen schuppenförmige Ueberlagerung der Glomeruli der Vorniere in späteren Stadien zustande, dergestalt, daß das Ende des nächsthöheren Glomerulus über und vor den Anfang des nächsttieferen zu liegen kommt (Tafel I,

Figur 3, Tafel VI, Figur 20). Auf diese Weise entstehen Querschnittsbilder wie Figur 19 a und b, auf denen innerhalb des Querschnitts des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere zwei hintereinander gelegene Glomeruli gefunden werden. Der ventrale entspricht dann dem Ende des höheren, der dorsale dem Anfang des nächstunteren Glomerulus (vgl. Figur 20).

Das soeben beschriebene Lageverhältnis der Glomeruli der Vorniere kann auf Querschnitten den Anschein erwecken, als hätte man es mit einem einzigen großen Glomerulus im Bereich der ganzen Vorniere, einem „Glomus" zu thun. Denn überall in der Querschnittsserie findet man Glomerulus getroffen, nie eine Lücke. Längsschnitte aber belehren über das Vorhandensein segmentaler Glomeruli, die allerdings statt, quer von vorn nach hinten, schief nach abwärts verlaufen.

Ich selbst wurde im Anfang durch diesen Anschein getäuscht und habe in meiner vorläufigen Mitteilung über das Urogenitalsystem von Ichthyophis (39) den streng segmentalen Bau des Glomerulus der Vorniere nicht erkannt. Ich glaube übrigens, daß noch mancher bei anderen Wirbeltieren beschriebene „Glomus" sich bei genauerer Untersuchung in eine Anzahl segmentaler Glomeruli auflösen wird.

Dadurch, daß die Glomeruli nicht frei in das Lumen der abgeschnürten Leibeshöhle hineinhängen, sondern bis in die der eingestülpten entgegengesetzten Wand vorspringen und diese berühren (Tafel I, Figur 3, Tafel VI, Figur 19 *a*, *b*, Figur 20), kommt es zu einer Art von segmentalen Kammerung der eingestülpten Leibeshöhle. Niemals aber erfolgt eine gänzliche Trennung der Kammern, vielmehr bleibt die Einheitlichkeit der Bildung dauernd gewahrt (Figur 3, 4).

Die Innentrichter münden in jüngeren Stadien (Tafel I, Figur 1, 2) zwischen je zwei Aortenknospen. Dies thun sie auch später, wenn die Glomeruli sich übereinanderschieben. Alsdann münden sie zwischen dem oberen Glomerulus und dem jetzt dorsal hinter ihm liegenden nächstunteren (Tafel VI, Figur 19 *b*).

In jüngeren Stadien habe ich zuweilen gesehen, daß ein Trichterkanal zwei getrennte Außentrichter zur abgeschnürten Leibeshöhle entsendete (Figur 1, III, Vornierenkanal rechts). Auch in älteren Stadien findet man gelegentlich, besonders in unteren Abschnitten auf demselben Querschnitt zwei getrennte Innentrichter (Tafel VI, Figur 21). Es könnte sich in letzterem Falle aber auch um eine sekundäre Nebeneinanderschiebung zweier ursprünglich hinterein-

ander gelegener Trichter handeln. Eine sichere Entscheidung kann ich nicht geben, da beide Trichter rudimentär sind, und ihre Trichterkanäle blind endigen. Wir sind somit nicht berechtigt, Bilder, wie das auf Figur 21, Tafel VI dargestellte, als sicheres Argument für eine beginnende Teilung des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere zu verwerten, wie ich es früher gethan habe. Es läßt sich das vielmehr ebenso gut aus einer bloßen Lageverschiebung der Teile erklären.

Umbildungs- und Reduktionserscheinungen anderer Art machen sich an der Vorniere in diesen Stadien in individuell wechselnder Weise auch dadurch bemerkbar, daß die Querkanäle ebenso wie der Längskanal der Vorniere hie und da in ihrer Kontinuität Unterbrechungen zeigen, und daß besonders die Trichterkanäle sich von den Querkanälen ablösen (Figur 3).

Nach genauerem Studium jüngerer Stadien bin ich zu dem Resultat gelangt, daß fast alle diese Erscheinungen auf Rückbildung, nicht auf mangelnde Ausbildung zurückzuführen sind, obwohl für die obersten Trichter (vgl. Figur 1, Trichter 0 und Figur 3, Trichter I) und besonders für die untersten (vgl. Figur 1, Trichter XII, Figur 3, Trichter XI) die Möglichkeit einer von vornherein mangelhaften Ausbildung nicht in Abrede gestellt werden kann.

Die vollkommenste Ausbildung zeigen auch auf diesem Stadium die mittleren Abschnitte der Vorniere.

Ich möchte hier noch einige Worte über Gebrauch und Sinn des Ausdrucks „MALPIGHI'sches Körperchen" einfügen.

Die älteren Autoren gebrauchen den Ausdruck „MALPIGHI-sches Körperchen" einfach als synonym mit Glomerulus der Urniere oder der bleibenden Niere.

Nachdem durch BOWMAN die den Glomerulus umhüllende Kapsel entdeckt worden war, unterschied man zwischen Glomerulus oder MALPIGHI'schem Körperchen einerseits, Kapsel, das heißt Umhüllung des MALPIGHI'schen Körperchens andererseits.

Allmählich hat sich nun eine Änderung im Gebrauch dieser Ausdrücke vollzogen. Man hat angefangen, den Gefäßknäuel oder Glomerulus an und für sich nicht mehr als MALPIGHI'sches Körperchen zu bezeichnen, sondern nur zusammen mit dem Säckchen, in welches er eingestülpt ist (HERTWIG, Lehrb. d. Entwickelungsgeschichte, 1. Aufl., p. 269). Leider hat sich diese Änderung im wissenschaftlichen Sprachgebrauch noch nicht definitiv vollzogen, und viele Autoren brauchen den Ausdruck MALPIGHI'sches

Körperchen immer noch für den Glomerulus, also für den Teil, nicht für das Ganze.

Trotz der historischen Berechtigung letzteren Standpunktes wäre es aus Zweckmäßigkeitsgründen sehr angebracht, für das komplexe Organ in seiner Gesamtheit, bestehend aus Glomerulus, Säckchen und dessen Verbindung mit dem Urnierenkanälchen (Innentrichter), entweder ein neues Wort zu finden oder für diesen Begriff den Ausdruck „Malpighi'sches Körperchen" zu reservieren.

Ein neues Wort dürfte für einen so altbekannten Begriff nur schwer oder gar nicht in Aufnahme kommen und könnte leicht die Verwirrung vermehren. Ich werde deshalb das gesamte Gebilde als „Malpighi'sches Körperchen" bezeichnen. Dasselbe besteht

1. aus dem Harnsäckchen und
2. aus dem in dasselbe eingestülpten Glomerulus.

Infolge der Einstülpung des Glomerulus in das Säckchen können wir an letzterem ein viscerales Blatt unterscheiden, das den Glomerulus allseitig fest überkleidet wie die viscerale Pleura die Lunge, und ein parietales Blatt, in das sich ersteres umschlägt. Unter Bowman'scher Kapsel versteht man meistens nur das parietale Blatt.

Bei Ichthyophis fanden sich in das uns bekannte Leibeshöhlendivertikel der Vorniere eine Anzahl von Glomeruli in ganz ähnlicher Weise eingestülpt, wie die Glomeruli der Urniere oder bleibenden Niere in das Bowman'sche Harnsäckchen eingestülpt sind. Unten soll gezeigt werden, daß auch die Beziehungen der Urnierenkanäle durch ihre Innentrichter ganz dieselben sind, wie die der Innentrichter der Vorniere zur abgeschnürten Leibeshöhle. Aus diesen Gründen und anderen, die im vergleichenden Teil ausführlich auseinandergesetzt werden sollen, halte ich mich für berechtigt, die abgeschnürte Leibeshöhle der Vorniere mit ihren Glomeruli und ihren Verbindungen mit den Querkanälen der Vorniere durch Trichter (Innentrichter) als einen „Malpighi'schen Körper" der Vorniere zu bezeichnen, von den Malpighi'schen Körperchen der Urniere nur dadurch unterschieden, daß der Leibeshöhlensack zwar durch die segmental eingeschobenen Glomeruli gekammert, in seiner Totalität aber noch nicht gelöst und nicht in einzelne Teilstücke zerfallen ist. Das ist aber auch der einzige wesentliche Unterschied zwischen Malpighi'schem Körper der Vorniere und den gleichgebauten, nur in ihrem Zusammenhange gelösten Körperchen der Urniere. Ein Vergleich

der Querschnitte beiderlei Bildungen (Tafel III, Figur 7 Vorniere, Figur 8 c Urniere) wird das bestätigen. Für den MALPIGHI'schen Körper der Vorniere ist ein Querschnitt im oberen Abschnitt der Vorniere gewählt, wo die Glomeruli noch nicht so stark übereinandergeschoben sind. Um auf demselben Querschnitte Außentrichter und Innentrichter zu zeigen, wurde das Querschnittsbild Figur 7 durch Übereinanderzeichnen dreier aufeinanderfolgender Querschnitte hergestellt.

## Übergangsgebiet von Vorniere und Urniere. Nebenniere.

Wie schon im vorigen Entwickelungsstadium angegeben wurde, treten bei Ichthyophis im Bereich derjenigen Körpersegmente, die den untersten Abschnitt der Vorniere enthalten, die obersten Urnierenbildungen auf. Über das gegenseitige Lageverhältnis beider Bildungen kann man sich am besten auf Figur 4, Tafel II orientieren; ferner geben die Querschnitte Figur 22, 23 auf Tafel VI, Figur 24, 25 auf Tafel VII über diesen Punkt näheren Aufschluß.

Die Abbildungen zeigen ohne weiteres, daß da, wo beide Bildungen zusammen auftreten, die Vorniere ventral vor der Urniere liegt. Meistens (nicht immer) sind beide Organe durch eine Einschnürung voneinander gesondert, so daß sich die Vorniere faltenartig vor die Urniere legt (Figur 4, Tafel II). Diese Falte verstreicht nach unten zu (Figur 4), indem sich ihr Ende mehr und mehr zwischen die Urnieren einkeilt (Tafel VI, Figur 22; Tafel VII, Fig. 23—25).

Die Urniere liegt mit einem Worte dorsal hinter der Vorniere; bei manchen Exemplaren ist die dorsale Lage sekundär in eine mehr laterale (Figur 27) umgewandelt. Die Außentrichter der Urniere haben stets eine ausgeprägt laterale Lage im Vergleich zu denen der Vorniere (Figur 4 und 27).

In Figur 27 liegt das MALPIGHI'sche Körperchen der Urniere Wand an Wand mit dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere. In Figur 22 sind sie räumlich weiter voneinander getrennt. Ursprünglich sind sie aber eng zusammengehörige Bildungen, wie ihre beim vorigen Stadium dargestellte Entwickelung (Tafel V, Figur 16) beweist. Im vergleichenden Teil will ich versuchen, den Beweis anzutreten, daß die MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere als dorsale Abschnürungen vom MALPIGHI'schen Körper der Vorniere aufzufassen sind, abzuleiten aus Teilungen des

Malpighi'schen Körpers der Vorniere durch Längsspaltung des Glomerulus, seines Leibeshöhlensackes und des in letzteren einmündenden Innentrichters.

Steigen wir nun bei Betrachtung des Übergangsgebietes von Vorniere und Urniere weiter abwärts (Tafel VI, VII, Figur 22–25), so sehen wir die Außentrichter der Vorniere mehr und mehr rudimentär werden; auch die abführenden Querkanälchen, die schon weiter oben nicht mehr den Längskanal (Vornierengang) erreicht haben, verschwinden. Erhalten bleibt nur der Malpighi-sche Körper der Vorniere und der Vornierengang, beide infolge der mangelhaften Ausbildung und weiter unten infolge der gänzlichen Abwesenheit der Querkanäle jetzt ohne direkte Verbindung untereinander. Zwischen beide hat sich eine scheinbar neue Bildung, die Urniere, eingeschoben. Wie angedeutet, fasse ich dies Gebilde als ein dorsales Abspaltungsprodukt, ein Derivat der Vorniere auf.

Erhalten bleiben und kontinuierlich bis zum Hinterende des Körpers setzen sich fort der Vornierengang und der stark umgebildete Malpighi'sche Körper der Vorniere.

Letzterer läßt schon im Bereich der untersten Vornierenkanäle häufig die Glomeruli vermissen (Figur 23). Bald schwindet auch das Lumen des Harnsacks, und an Stelle des letzteren sehen wir solide Epithelstränge und Epithelkugeln den Raum vor der Aorta und dorsal von der hier auftretenden Vena cava inferior einnehmen (Längsschnitt Tafel VI, Figur 20, Querschnitte Tafel VII, Figur 25, 26).

Zuweilen setzen sich auch noch rudimentäre Innentrichter an das Gebilde an. Zweimal fand ich sogar eine kleine arterielle Gefäßschlinge, die sich glomerulusähnlich in die Epithelstränge einstülpte (angedeutet in Figur 3, Tafel I).

Was wir schon im vorigen Stadium beobachten konnten: der Leibeshöhlenteil des Malpighi'schen Körpers der Vorniere erstreckt sich in umgebildeter Form durch die ganze Länge des Rumpfes bis zum Aufhören der Urniere hin abwärts. Dieser in Epithelstränge, Zapfen, solide Kugeln umgebildete Leibeshöhlensack des Malpighi'schen Körpers der Vorniere wird von da an, wo er die angegebenen Umbildungen zeigt, als Nebenniere, interrenales Organ, bezeichnet.

Auch jetzt noch treten von Segment zu Segment in unser Organ die Nebennierenstränge als Äste der Segmentalstränge ein

und setzen dasselbe durch letztere mit der Urniere, und zwar mit den MALPIGHI'schen Körperchen derselben in Verbindung.

In den Segmenten, in welchen sich Keimepithel bildet, entspringt als zweiter Ast jedes Segmentalstranges ein Sexualstrang (Tafel VIII, Figur 29).

Wir haben hier die kontinuierliche und einfach verständliche Weiterentwickelung der im vorigen Stadium (Tafel V, Figur 13, 14) näher beschriebenen und in ihrer Entstehung weiter zurück verfolgten Anlagen vor uns. Ein nochmaliges Eingehen auf diese Punkte erscheint mithin nicht notwendig.

Urniere. (Primäre Urnierenkanälchen.)

Die Urniere haben wir in einem Stadium verlassen, in dem sie repräsentiert wurde durch eine segmentale Reihe blindgeschlossener Epithelbläschen, die medial vom Vornierengang lagen (Tafel IV, Figur 12, Tafel V, Figur 13, 14). Jedes Bläschen stand durch zwei Epithelstränge mit dem Peritonealepithel in Kontakt. Der eine Strang, mehr medial gelegen und als Segmentalstrang bezeichnet, führte durch seinen einen Ast, den Sexualstrang, zu dem Teil des Peritonealepithels, das Keimzellen zu bilden begann. Der zweite, mehr medial verlaufende Seitenast führte zur Nebenniere (Tafel V, Figur 14). Der aus Kontakt a entstandene Strang mündete lateral vom Segmentalstrang in das Epithelbläschen der Urniere und begab sich zu einer mehr lateral gelegenen Partie des Peritoneums (Tafel V, Figur 13).

Eine Verbindung des Bläschens mit dem Vornierengang fehlte noch durchaus.

Bald darauf beginnt das Bläschen sich zu strecken, so daß es einen von hinten lateral nach vorn medial verlaufenden Blindkanal darstellt. Dieser Blindkanal krümmt sich nun in verschiedenen Richtungen des Raums. FÜRBRINGER (12, p. 15) hat bei Salamandra die ersten Krümmungen des Urnierenkanälchens genau studiert. Ich habe mich mit diesem Punkte nicht so eingehend beschäftigt, finde aber, daß die Entwickelung der Krümmungen bei Ichthyophis ähnlich erfolgt wie bei Salamandra.

Das dorsal und lateral gerichtete Ende des Urnierenkanälchens legt sich innig an den Vornierengang an. An der Berührungsstelle erfolgt zunächst eine Verklebung der Epithelien, später ein Auseinanderweichen vom Centrum der Verklebungsstelle zur Peripherie hin, so daß sich eine offene Kommunikation bildet. Ebenso wie FÜRBRINGER (12, p. 18) habe ich nie beobachten können, daß

hierbei die Wand des Vornierenganges sich an der betreffenden Stelle ausgestülpt hätte und dem dorso-lateralen Ende des Urnierenkanälchens entgegengewachsen wäre. Merkwürdigerweise findet aber ein solches Entgegenwachsen einer Ausstülpung des Vornierenganges stets und in sehr augenfälliger Weise der zweiten Generation von Urnierenkanälchen gegenüber statt, deren Entwickelung unten geschildert werden soll.

Aus dem medialen und ventralen Ende des Urnierenkanälchens, von dem die mehrfach erwähnten Epithelstränge ausgehen, wird das Malpighi'sche Körperchen der Urniere. Der laterale Strang wird zum Peritonealtrichter des Körperchens, der mediale oder Segmentalstrang entsendet den Sexualstrang zur Keimdrüse, den Nebennierenstrang zur Nebenniere. Aus dem intermediären Abschnitt des Urnierenkanälchens gehen die zahlreichen Schlingen und Windungen desselben hervor.

So zahlreich und scheinbar unregelmäßig diese Windungen auch sind, so sind sie doch in Wirklichkeit in ihren Hauptzügen durchaus konstant, sie wiederholen sich von Segment zu Segment und behalten ihren Typus auch in älteren Stadien.

Auf Tafel III, Figur 6a—d sind die Windungen eines Urnierenkanälchens dargestellt. Die 4 Abbildungen sind so aufzufassen, als ob ein Kanälchen durch 3 Längsschnitte in 4 dicke Teilstücke zerlegt worden sei. Jedes Teilstück wurde durch Übereinanderzeichnen von 5 feinen Längsschnitten gewonnen. Den Windungen folgt man, wenn man vom Peritonealtrichter 1 beginnend durch das Malpighi'sche Körperchen 2 den Ziffern bis zur Einmündung in den Vornierengang bei 22 folgt. Figur 6a stellt den am meisten lateral, Figur 6d den am meisten medial gelegenen Teil des Segments dar. Wie man sieht, nimmt das Malpighi'sche Körperchen nebst seinem Trichter den obersten (proximalen) Teil des Nierensegments ein. Ihm liegt innig die Anlage eines Kanälchens 2. Ordnung an, dem eine Ausstülpung der Wand des Vornierenganges entgegengewachsen ist.

Auf die Entwickelung und den Bau des Malpighi'schen Körperchens muß noch etwas näher eingegangen werden.

Dasselbe bildet sich genau an der Stelle, wo die beiden Epithelstränge vom Peritoneum zum Urnierenbläschen ziehen, also an der Kontaktstelle des Nephrotoms mit der unsegmentierten Leibeshöhle (vgl. Figur 9—14). An der Wurzel der beiden Stränge sehe ich nun in dem an dieser Stelle *soliden* Epithelwulst (Tafel V, Figur 13, 14) eine Gefäßbildung auftreten. Ich finde

dieselbe von Anfang an durch ein feines arterielles Stämmchen in kontinuierlichem Zusammenhang mit der Aorta.

Um die Gefäßbildung, die zum Glomerulus wird, gruppieren sich die Zellen des Epithelwulstes in zwei konzentrischen Schichten. Die innere Schicht (viscerales Blatt) besteht zunächst aus hohen cylindrischen Zellen (Tafel III, Figur 8a). An der Stelle, wo das Aortenästchen zum Glomerulus tritt, schlägt sich diese innere Zellschicht in die äußere um, die aus Zellen besteht, die schon in sehr frühen Stadien eine bedeutende Abplattung zeigen. Die beiden Zellschichten lassen zwischen sich einen Hohlraum erkennen, der sich allmählich ausweitet; es ist der Hohlraum des Malpighischen Körperchens (Figur 8b, c).

Mit weiterem Wachstum des Glomerulus verlieren die Zellen des visceralen Kapselblattes viel von ihrer regelmäßigen Anordnung. Ihre kernhaltigen Teile ragen oft vorsprungartig in das Innere des Hohlraumes hinein (Tafel VII, Figur 25). Ein ganz ähnliches Verhalten der visceralen Glomerulusüberkleidung beobachtet man übrigens auch am Malpighi'schen Körper der Vorniere (Tafel VI, Figur 19a, b).

Der laterale Epithelstrang (Kontakt a), der in früheren Stadien das mediale und ventrale Ende des Urnierenbläschens mit dem Peritoneum verband, wird zum Peritonealtrichter. Manchmal erhält der Epithelstrang schon sehr früh ein Lumen und wird dadurch zum Trichter, früher als sich eine deutliche Glomerulusbildung nachweisen läßt; zuweilen erfolgen beide Prozesse gleichzeitig. Bei den später zu besprechenden Kanälchen zweiter Ordnung erfolgt die Eröffnung des Epithelstranges zum Trichter erst lange nach vollkommener Ausbildung des Glomerulus. Hier finden also bedeutende zeitliche Schwankungen statt, besonders wenn man noch den Malpighi'schen Körper der Vorniere mit berücksichtigt, bei dem die Glomerulusbildung stets später auftritt als die fertige Ausbildung der Trichter.

Untersuchen wir das Verhalten des Trichters zum Malpighischen Körperchen genauer, so finden wir, daß der Peritonealtrichter keineswegs auf geradem Wege in das Körperchen hineinführt. Er führt vielmehr in einen wimpernden Kanal (Trichterkanal), der sich weiter hin in das Urnierenkanälchen fortsetzt (Tafel III, Figur 10). Nach der entgegengesetzten Richtung entsendet der Trichterkanal eine Fortsetzung zum Malpighi'schen Körperchen, die in dasselbe trichterförmig einmündet (Innentrichter). Anders ausgedrückt: Jedes Urnierenkanälchen entsendet aus einem gemein-

samen wimpernden Endstück zwei trichterförmige Enden; das eine mündet in den Hohlraum des MALPIGHI'schen Körperchens (Innentrichter), das andere in die freie Leibeshöhle (Außentrichter). Die Urnierenkanälchen verhalten sich also in dieser Beziehung absolut identisch mit den Vornierenkanälchen; der einzige Unterschied ist der, daß die Vornierenkanälchen ihren Innentrichter in den großen, zwar segmental gekammerten aber nicht in isolierte Teilstücke zerfallenen MALPIGHI'schen Körper der Vorniere entsenden, die Urnierenkanälchen dagegen in die segmental völlig isolierten Körperchen der Urniere. Ein Vergleich von Figur 7 (Vorniere) mit Figur 8 c (Urniere) auf Tafel III zeigt, daß Außentrichter, Innentrichter und Trichterkanal in ihrem gegenseitigen Verhalten bei beiden Bildungen durchaus übereinstimmen.

### Entwickelung der Urnierenkanälchen 2., 3. u. s. w. Ordnung.

Gefärbte und aufgehellte Totalpräparate der Urniere im dritten Stadium gewähren einen merkwürdigen Anblick, insofern als man zwischen den deutlich segmental geordneten Urnierensegmenten, also genau intersegmental, lebhaft gefärbte Knötchen entdeckt, die, wie eine nähere Untersuchung zeigt, kleinen Auswüchsen des Vornierenganges beerenförmig aufsitzen. Untersuchung älterer Stadien lehrt, daß es Anlagen von Kanälchen zweiter Ordnung sind (Figur 6 b).

Bekanntlich kommen bei den Urodelen (ausgenommen Spelerpes variegatus) und Anuren auf ein Körpersegment nicht je ein, sondern 2 und mehr hintereinanderliegende Urnierenkanälchen; bei Salamandra maculata nach FÜRBRINGER (10, p. 20) in vorderen Segmenten 3—4, in mittleren 4—5, in hinteren 5—6.

Da nun angegeben wurde, daß diese zahlreichen Kanälchen der Urodelen- und Anurenniere gleichzeitig auftreten, hat man sie sämtlich als Kanälchen erster Ordnung gedeutet und sie als primäre Urnierenkanälchen den später dorsal von ihnen auftretenden jüngeren gegenübergestellt. Diese „Dysmetamerie“ der Urodelen- und Anurenniere erscheint zunächst als etwas sehr Wunderbares, schwer Erklärliches.

Nur die Coecilien hätten nach SPENGEL, der Stadien wie das uns jetzt beschäftigende untersucht und beschrieben hat, eine in der Jugend wirklich metamer gebaute Niere, das heißt eine solche, deren Segmente mit den Körpersegmenten in Einklang stehen.

Der oben mitgeteilte Befund von sehr frühen, zwischen die primären Urnierenkanälchen eingeschobenen Kanälen 2. Ordnung zeigt nun aber, daß sich auch bei ihnen schon sehr früh die Tendenz zeigt, die Zahl der Querkanäle in jedem Segment durch Einschiebung neuer zu vermehren. In späteren Stadien schreitet diese Vermehrung noch weiter fort, es schieben sich eine dritte, vierte, ja fünfte Generation ein, dergestalt, daß ähnlich wie bei Salamandern die Vermehrung nach unten zu weitere Ausdehnung gewinnt, als in den oberen Abschnitten der Urniere.

So wird die Coecilienniere sekundär dysmetamer, die Urodelen- und Anurenniere ist es scheinbar von Anfang an. Ich bin fest überzeugt, daß sich auch die Urnieren der Urodelen und Anuren ursprünglich streng metamer und zwar derart anlegt, daß jedes Nephrotom je ein Urnierenkanälchen liefert. Höchstwahrscheinlich erfolgt aber sehr früh ein Zerfall dieser metameren Primäranlagen in eine Anzahl sekundäre Teilstücke, so daß schon in relativ jungen Stadien die metamere Anordnung verwischt erscheint. Ganz ähnlich verhält es sich ja, wie neuere Untersuchungen gezeigt haben (Sedgwick 36, Hoffmann 18) mit der sekundär ebenfalls dysmetameren Urniere der Amnioten.

Allerdings besitzen nach Spengel (42, p. 69) bei Urodelen sämtliche ventrale Kanäle jedes Segments Sexualstränge, während bei den Coecilien nur die wirklich primären solche besitzen. Auf die ganze Frage komme ich noch einmal im vergleichenden Teile zurück.

Wie erwähnt, liegen bei Ichthyophis im dritten Stadium die Kanäle zweiter Ordnung als deutlich hervortretende Knötchen zwischen denen 1. Ordnung, und zwar so, dass jedes Knötchen dem zugewandten Malpighi'schen Körperchen 1. Ordnung innig anliegt.

Eine genauere Untersuchung zeigt, dass an der Berührungsstelle das Epithel der parietalen Kapselwand einen Fortsatz gegen das Knötchen entsendet, welcher kontinuierlich in letzteres übergeht. Die Zellen dieses Fortsatzes sind häufig blasig aufgetrieben, liegen weniger dicht und sind blasser gefärbt als die des Knötchens; doch ist der kontinuierliche Zusammenhang beider Bildungen evident. Auf Tafel VIII, Figur 30 ist dies Verhältnis auf dem Querschnitt, auf Figur 31 auf dem Längsschnitt dargestellt. Man muß diese Figuren genau betrachten, um das Detail der Verbindung zu erkennen.

Obwohl ich keine jüngeren Stadien der Entwickelung der Kanälchen 2. Ordnung gefunden habe, die deutlich als solche zu

erkennen wären, nehme ich auf die eben mitgeteilten, häufig beobachteten Befunde hin keinen Anstand, die Kanälchen 2. Ordnung für Produkte der Wand der MALPIGHI'schen Körperchen 1. Ordnung zu erklären. Es verdient übrigens erwähnt zu werden, daß die Knospe des Kanälchens 2. Ordnung vom MALPIGHI'schen Körperchen nicht von derjenigen Stelle ausgeht, wo der Segmentalstrang in dasselbe eintritt, sondern etwas über demselben. Hieraus resultiert, daß die Kanälchen 2. und aller späteren Ordnungen keinerlei Konnex mit Nebennieren- und Sexualsträngen erlangen, und die Beziehungen zur Keimdrüse bei Coecilien auf die Kanäle 1. Ordnung beschränkt bleibt.

Später löst sich die Knospe völlig vom MALPIGHI'schen Körperchen 1. Ordnung ab.

Wie erwähnt, wächst der Knospe eine Ausstülpung des Vornierenganges auf eine weite Strecke hin entgegen und dient der Knospe sozusagen als Stiel (Figur 30, 31 auf Tafel VIII). In dieser Beziehung zeigt der Vornierengang dem Kanälchen 2. Ordnung gegenüber ein anderes Verhalten als demjenigen erster, da er sich gegen letzteres viel mehr passiv verhält.

Schon früh sehe ich die Knospe des Kanälchens 2. Ordnung durch einen Epithelstrang in Verbindung mit dem parietalen Peritoneum. Der Strang verläuft ganz dicht über und genau parallel dem Aussentrichter des Kanälchens 1. Ordnung (Figur 3, Tafel I). Dieses Lagerungsverhältnis macht es mir sehr wahrscheinlich, daß der Trichter 2. Ordnung in einer gewissen Kontinuität oder Anlehnung an denjenigen 1. Ordnung entsteht. Einen sicheren Beweis hierfür aber kann ich nicht erbringen.

Die Knospe hat auf Schnitten einen eigentümlich geschichteten Bau (Figur 30). Später wird in der zusammengeballten Masse ein Lumen sichtbar, und wir erkennen ein stark gekrümmtes Kanälchen, das dorsal in die Ausstülpung des Vornierenganges mündet, nach vorn und lateral einen Trichter zur Leibeshöhle entsendet. An der Stelle, wo der Trichter abgeht und früher die Verbindung der Knospe mit dem MALPIGHI'schen Körperchen 1. Ordnung bestand, entwickelt sich ein MALPIGHI'sches Körperchen mit allen typischen Bestandteilen. Aus der Entwickelung ergiebt sich unmittelbar die Thatsache, dass das Kanälchen 2. Ordnung durch einen besonderen Ausführgang in den Vornierengang einmündet, nicht in den Ausführgang des Kanälchens 1. Ordnung.

Ebenso wie die Kanälchen 2. Ordnung entstehen im nächsten Stadium (Larvenstadium) diejenigen 3. 4. etc. Ordnung durch Einschiebung zwischen die älteren Generationen. Ob die jüngere Generation immer von der nächstälteren abstammt, oder auch von der übernächsten, habe ich nicht näher untersucht, da die Entscheidung der Frage schwierig ist und mir vorläufig ohne besondere Bedeutung zu sein scheint.

Bisher lagen die Kanälchen der verchiedenen Ordnungen in einer Längsreihe übereinander. In erheblich älteren Stadien (Übergang der Larve zum ausgebildeten Tier) bilden sich besonders in den unteren Abschnitten der Niere auch dorsal von der ersten Reihe neue Urnierenkanälchen mit MALPIGHI'schen Körperchen und Trichtern aus, so daß man bei erwachsenen Tieren mehrere Reihen Körperchen hintereinander findet. Es scheint, daß diese dorsalen Kanäle keine selbständigen Mündungen in den Vornierengang besitzen, sondern die Mündungsstücke der ventralen Kanalreihe mitbenutzen.

## Histologische Notizen über Vorniere und Urniere.

Ich habe schon in der Einleitung hervorgehoben, daß ich in den vorliegenden Untersuchungen mehr den vergleichend morphologischen, weniger den speziell histologischen Fragen meine Aufmerksamkeit zugewendet habe. Die Histogenese hat mich nur insoweit beschäftigt, als sie mir zum Eindringen in den allgemeinen Bau der betrachteten Organe eines Schlüssel zu liefern schien. Doch habe ich mich insofern bemüht, Einseitigkeit zu vermeiden, als die histologischen Zeichnungen Tafel IV—XIII möglichst naturgetreu, Zelle für Zelle, Wimper für Wimper mit dem Zeichenprisma vom Objekte abgezeichnet wurden. So geben die Zeichnungen Tafel IV—VII direkt die Histogenese der Vorniere und Urniere wieder, soweit ich sie an dem mir zu Gebote stehenden Material ergründen konnte. Da mir frisches Material nicht vorlag, und die Konservierung des mir vorliegenden durchweg vermittelst einer und derselben Konservierungsflüssigkeit (Chromsäure) erfolgt war, verzichte ich auf eine detaillierte Beschreibung, die nur dann einen Wert hat, wenn eine Kontrolle durch Vergleichung verschiedenartig konservierten Materials möglich ist.

Nur auf einen Punkt möchte ich etwas näher eingehen: die Wimperung in den Kanälen der Vorniere und Urniere.

Die jüngsten Stadien der Urnierenkanäle, des Vornierenganges in seinen unteren Abschnitten (Tafel III, Figur 9—12,

Tafel IV, Fig. 13, 14) sind durchweg wimperlos, und dasselbe gilt ohne Zweifel auch für die jüngsten Stadien der Vorniere und des oberen Teils des Vornierenganges, die mir zur Untersuchung nicht zu Gebote standen, deren Entwickelung aber bei zahlreichen anderen Tieren bekannt ist.

In älteren Stadien sind zweifellos wimpernd die Außentrichter, Innentrichter und Trichterkanäle sowohl der Vorniere als auch der Urniere.

Das einschichtige, cylindrische Wimperepithel dieser Trichter und Kanäle ist durch sehr starke Färbbarkeit der Zellen und zwar sowohl der Kerne als des Zellprotoplasmas ausgezeichnet. Die eiförmigen Kerne nehmen den grössten Teil der Zelle ein, so daß die Kerne der verschiedenen Zellen nahe zusammengerückt erscheinen. Jede Zelle trägt eine sehr lange, dicke, nicht starre Geissel.

Was nun die Wimperung der Vornierenkanäle im zweiten und der Vornieren- und Urnierenkanäle sowie des Vornierenganges im dritten Stadium anlangt, so bin ich hierüber zu keiner absoluten Sicherheit gekommen.

Die Zellen dieser Kanäle sind flacher, mehr kubisch geformt, weniger leicht und stark färbbar als die der Trichter, ihre Kerne im Verhältnis zum Zellganzen kleiner. Häufig finde ich Schnitte, auf welchen die Zellen fast aller Kanäle eines Querschnittes Wimpern tragen (Tafel VI, Figur 25), häufig kann ich Wimperung nur in einigen Kanälen, zuweilen nirgends wahrnehmen. Höchstwahrscheinlich hängt dieser negative Befund mit Eigentümlichkeiten der Konservierung, zufälliger Stellung der Wimpern etc. zusammen. Ich glaube, daß in gewissen Entwickelungsstadien sämtliche Teile der Querkanäle von Vorniere und Urniere Wimpern tragen. Voll hierfür eintreten kann ich aber nicht. Wo Wimperung vorhanden ist, da trägt jede Zelle eine Wimper, die kürzer und dünner ist als die Wimpern der Trichter und Trichterkanäle. Wie wir später sehen werden, geht in älteren Stadien diese Wimperung im Vornierengang vollkommen, in den Querkanälen größtenteils verloren.

Ich möchte schließlich noch eine eigentümliche Bildung erwähnen, die bei vielen Embryonen und an verschiedenen Stellen das Lumen des Vornierenganges sowie der Vornieren und Urnierenkanäle erfüllt. Dieselbe bildet Fäden und Netze, die zuweilen Wimpern vortäuschen können, sich wohl auch nicht selten an die Wimpern anlegen und mit ihnen verkleben.

Solche Bildungen habe ich übrigens auch im Darm und in den Lungen gefunden. In Figur 30 auf Tafel VIII sieht man sie im Vornierengang. Ich will hervorheben, daß es sich keinesfalls um ein durch die Aufklebemasse der Schnitte erzeugtes Kunstprodukt handelt. Ebensowenig ist an Anschnitte von Zellen zu denken, was sich natürlich leicht durch Betrachtung der aufeinanderfolgenden Schnitte einer Serie feststellen läßt. Auch mit einem gewöhnlichen Gerinnsel hat die Bildung durchaus keine Ähnlichkeit. Ihre Maschen bilden häufig Figuren, die nach Form und Größe den Epithelzellen des umgebenden Rohres entsprechen. Die Fäden des Netzwerkes setzen sich oft sehr regelmäßig an die die einzelnen Zellen trennenden Wände an. Man wird durch derartige Bilder auf die Vermutung geführt, daß es sich um Ausscheidungsprodukte der Zellen oder aber um die Membrane untergegangener Zellen handeln könnte. Diese Vermutungen zu beweisen bin ich aber nicht in der Lage und muß die ganze Frage offen lassen. Im Larvenstadium ist die Erscheinung verschwunden. Ähnliche Netze sah ich auch in den Kanälen der Vorniere und Urniere von Embryonen von Salamandra maculata.

### Keimfalte.

Die Keimfalte fanden wir im vorigen Stadium in einer Zellwucherung des parietalen Peritoneums rechts und links von der Umschlagsstelle des Peritoneums (dem Ausgangspunkt der Nebenniere) angelegt. Diese Zellwucherung grenzte in frühesten Stadien unmittelbar an die Nebenniere. Beide Bildungen zusammen standen durch Kontakt b in segmentaler Verbindung mit den Urnierenkanälchen. (Figur 9—12.) Wenn später die Nebenniere sich vom Peritoneum abschnürt und retroperitoneal zu liegen kommt, gabelt sich Kontakt b in zwei Stränge: den Sexual- und Nebennierenstrang, die mit gemeinschaftlicher Wurzel, dem Segmentalstrang, dem medialen und ventralen Ende des Urnierenkanälchens da aufsitzen, wo sich später dessen Malpighi'sches Körperchen entwickelt.

Im jetzigen Stadium ist dieses Verhältnis nicht weiter geändert. Nur hat sich die Zellwucherung, in welcher sich schon im vorigen Stadium gewisse Zellen als „Urkeimzellen“ bemerklich machten, leistenförmig über das Niveau erhoben: sie ragt nunmehr als Falte, die wir Keimfalte nennen wollen, in die Leibeshöhle hinein.

Es ist für die Keimfalte charakteristisch, daß nur in ihrer

lateralen Wand Urkeimzellen zur Entwickelung kommen, nicht in der medialen. Sobald die Falte ansehnlichere Dimensionen erreicht hat, sieht man, daß die Urkeimzellen nicht allenthalben in der lateralen Wand gebildet werden, sondern sowohl die Wurzel als auch die Kuppe der Falte von ihnen frei gelassen wird. Die Zellen finden sich zwischen beiden Abschnitten und die Stelle, wo sie liegen, springt ihrerseits als ein Längswulst über das Niveau der übrigen Falte hervor. Dieser Längswulst stellt die eigentliche Anlage der Keimdrüse dar (Taf. VIII, Figur 29, Tafel IX, Fig. 33).

In die Kuppe der Falte sind reichliche Bindegewebsmassen und Gefäße eingedrungen und haben die Kuppe dadurch aufgetrieben, so daß sie auf dem Querschnitt ein keulenförmiges Aussehen erhält (Tafel VIII, Fig. 29). Die so umgewandelte Kuppe stellt die Anlage des Fettkörpers dar, der somit auf diesem Stadium genau dieselbe Lage zur Keimdrüse hat, wie derjenige der Urodelen.

Die Sexualstränge treten niemals über die Anlage der eigentlichen Keimdrüse hinaus in die Kuppe ein, sondern sie biegen stets seitlich in erstere ab (Tafel VIII, Figur 29). Auf ihrem Verlaufe von den MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere zur Keimdrüse zeigen sie mannigfache Anastomosen und Längsverbindungen. Auf die besondere Natur dieser Längsverbindungen soll bei Beschreibung der Keimdrüse im nächsten Stadium näher eingegangen werden, da dieselben dann viel deutlicher hervortreten und sich nicht nur auf Schnitten, sondern auch auf Totalpräparaten untersuchen lassen. Die Existenz der Längsverbindungen läßt sich aber schon jetzt auf Schnitten nachweisen.

Die gesamte Keimfalte zeigt in ihrem Längsverlauf An- und Abschwellungen. Dieselben betreffen sowohl die Kuppe (den Fettkörper) als auch die eigentliche Keimdrüse.

Erwähnt sei, daß diese An- und Abschwellungen sich am Fettkörper dauernd bei beiden Geschlechtern, an der Keimdrüse aber nur beim männlichen Geschlecht bis in den geschlechtsreifen Zustand hinein erhalten. Der Hoden wird dadurch in eine Reihe perlschnurartig zusammenhängender Lappen zerlegt.

Nach RÜCKERT (34) tritt bei Selachiern der größere Teil der Keimdrüsenanlage im ventralen Teile des Nephrotoms auf und ist somit als ein Derivat des segmentierten Mesoblasts und deshalb als eine ursprünglich ebenfalls segmentale Bildung aufzufassen. Ursprünglich ist ja, wie die Entwickelung von Amphioxus

zeigt, der ganze Mesoblast segmentiert gewesen. Möglicherweise wird sich bei Untersuchung sehr junger Entwickelungsstadien von Amphibien herausstellen, daß auch bei ihnen das Keimepithel bei der ersten Entstehung zum Teil noch dem segmentierten Mesoblast angehört. Jedenfalls verschwindet bei ihnen wie bei Selachiern jede Spur dieser segmentalen Entstehung sehr bald, und das eben beschriebene An- und Abschwellen der Keimfalte hat nichts mit jener Segmentation zu thun.

Das An- und Abschwellen findet in ziemlich regelmäßigen Intervallen statt und zwar augenscheinlich in Zusammenhang mit dem Eintritt der Gefäße in die Keimfalte. Wie wir später sehen werden, begleiten die Gefäße sehr häufig die Sexualstränge auf ihrem Wege zur Keimdrüse. Es wird sich aber zeigen, daß die Sexualstränge, trotzdem sie mit den genau metamer geordneten „Segmentalsträngen" zusammenhängen, ihrerseits in ihrer Anordnung jede Segmentation vermissen lassen.

## Müller'sche Gänge.

Von den Müller'schen Gängen war im vorigen Stadium noch keine Spur wahrzunehmen. In dem uns jetzt beschäftigenden Stadium legen sie sich an, also in einem verhältnismäßig viel früheren Stadium als bei Urodelen und Anuren.

Ihre Anlage ist eine sehr einfache und von derjenigen der übrigen Amphibien durchaus abweichend. Sie entstehen nämlich ohne jede Beziehung zu irgend einem Theil der Vorniere und des Vornierenganges dorsal von diesen Bildungen als eine faltenförmig vorspringende Peritonealwucherung.

Diese Wucherung erstreckt sich proximalwärts viel weiter (2—3 Segmente) nach oben als das proximale Ende der Vorniere und ihres Ganges. Bei dem Embryo (Tafel IX, Fig. 32 *a*) erstreckte sich die Vorniere rechterseits (in der Figur links) weiter nach oben als links. Für die Zeichnung ist ein Querschnitt gewählt, der rechts noch eben das proximale Ende der Vorniere traf, links nicht. Auf beiden Seiten sieht man die Müller'schen Gänge rechts sowohl wie auch natürlich links ohne jede Beziehung zur Vorniere. Im Bereich der Vorniere könnte auf diesem Stadium überhaupt nicht der Vornierengang in Frage kommen, da dieser bei seiner enormen Schlängelung (Tafel I, Figur 3) unmöglich den schnurgeraden Müller'schen Gang von sich abspalten oder aus einem Teil seiner Wandung erzeugen könnte. Aber auch die Trichter der Vorniere (Außentrichter)

haben nicht die mindeste Beziehung zu jener Peritonealfalte, da beide Bildungen gerade an entgegengesetzten Punkten, der Müller'sche Gang dorsal hinter der Vorniere, die Außentrichter auf der ventralen Kuppe der Vorniere zur Entfaltung kommen (Tafel IX, Figur 32 a, linke Seite der Figur).

Auch in den unteren Abschnitten im Bereich der Urniere, wo der Vornierengang durchaus gestreckten Verlauf besitzt, habe ich an keiner Stelle und auf keinem Stadium je irgendwelche Beziehungen des Vornierenganges zur Peritonealfalte, aus der sich der Müller'sche Gang bildet, entdecken können. Ich habe sehr zahlreiche Präparate hieraufhin untersucht. Ich betrachte daher als sicher, daß bei Ichthyophis der Müller'sche Gang ohne Beziehung zum Vornierengang und zur Vorniere entsteht.

Das Ostium abdominale bildet sich meist etwas über dem proximalen Ende der Vorniere, manchmal in gleicher Höhe mit ihm, durch eine Art Einfaltung in dem vorspringenden Wulst des Müller'schen Ganges (Tafel IX, Figur 32 c). Die auf diese Weise eingefaltete Stelle des Peritoneums sendet schon früh Wimpern aus. Sie liegt nicht völlig am proximalen Ende des Wulstes, sondern etwas tiefer, so daß man sagen kann, daß der Tubenwulst vom Ostium nach oben zu nur allmählich verstreicht.

Nach unten schließt sich die Einfaltung durch Aneinanderlegen der Ränder der Falte zu einem zunächst noch kurzen Kanal (Tafel IX, Figur 32 b), der abwärts in einen ganz unregelmäßig gebauten Peritonealwulst ausläuft (Figur 32 a).

Tafel VI und VII, Figur 19—26 sind absteigende Querschnitte durch denselben Embryo wie der auf Tafel IX, Figur 32 dargestellte. Figur 27—30 zeigen die Anlage des Müller'schen Ganges im Bereich der Urniere in entsprechenden Stadien.

In älteren Stadien beginnen in der Verlängerung des vom Ostium abdominale ausgehenden kurzen Kanals die Zellen im Centrum des Tubenwulstes sich in eigentümlicher Weise zu ordnen; im Larvenstadium wird daraus ein solides Epithelrohr (Tafel IX, Figur 34), das später ein Lumen erhält.

Sowohl in dem uns eben beschäftigenden indifferenten, als auch in dem nächstspäteren, geschlechtlich differenzierten Stadium macht sich in der Entwickelung des Müller'schen Ganges bei den verschiedenen Embryonen in keiner Weise ein Unterschied bemerkbar, mögen nun männliche oder weibliche Tiere aus ihnen hervorgehen.

## Gefäße des Urogenitalsystems.

Ihr arterielles Blut beziehen Vorniere wie Urniere aus segmentalen Zweigen der Aorta, die in die Glomeruli als Vasa afferentia eintreten und die Gefäßknäuel als Vasa efferentia verlassen.

Die Querkanäle von Vorniere und Urniere sowie der Vornierengang sind wesentlich von venösem Blut umspült. Die Vorniere liegt ganz eingebettet zwischen einem weiten Maschenwerk der Vena cardinalis posterior, die Urniere in einem sehr ähnlichen der Venae renales advehentes. Leider fehlen mir gerade die Entwickelungsstadien, die über die Entstehung jener Venae renales advehentes und der Vena cava inf. Aufschluß geben würden. Zur Orientierung gebe ich im Anschluß an RATHKE (33) einige Notizen, die durchaus keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen. Auf unseren Stadien liegen die Dinge folgendermaßen.

Die Vorniere erhält ihr venöses Blut aus seitlichen Rumpfmuskelvenen, die um die Kanäle der Vorniere einen mächtigen Plexus bilden. Diesen Plexus und seine am proximalen Ende der Vorniere als abführende Vene austretende Fortsetzung bezeichnen wir als Vena cardinalis posterior (Tafel II, Figur 4).

Die Urniere erhält ihr Blut ebenfalls aus seitlichen Rumpfmuskelvenen, die wir als Venae ren. adv. bezeichnen. Diese Venen bilden bis jetzt noch keinen Längsstamm (JACOBSON'sche Vene). Ein solcher bildet sich erst später und liegt dann an der Außenseite der Urniere zwischen Vornieren- und MÜLLER'schem Gang.

Das venöse Blut der Urniere fließt nun nicht am proximalen Ende des ganzen Gebildes ab, wie das der Vorniere, sondern begiebt sich durch segmentale Äste in einen medialen Gefäßstamm, der sich zunächst als paarige Bildung darstellt, allmählich von oben beginnend zu einem einheitlichen unpaaren Gefäßstamm, der Vena cava inferior zusammenfließt. Figur 29, Tafel VIII, Figur 33, Tafel IX zeigen die Vena cava in ihrem noch paarigen Zustande.

Die Vena cava-Bildung erstreckt sich längs der ganzen Urnierenanlage vor der Aorta zwischen den Nebennieren, die die Vena cava seitlich von den Urnieren trennen und die Rami renales revehentes durch ihre Substanz durchtreten lassen (Tafel XII, Figur 52 a und b).

Das Gefäß, das in den unteren zwei Dritteln seines Verlaufs eine ansehnliche Dicke erlangt hat, giebt am unteren Ende der Leber einen Ast ab, der stärker ist als die Fortsetzung des

Stammes nach oben. Dieser Ast verläuft am Leberrande entlang und nimmt die abführenden Lebervenen auf. Er wird gewöhnlich als die eigentliche Fortsetzung der Hohlvene angesehen.

Die wirkliche Fortsetzung derselben, der dünne Stamm, der zwischen den Urnieren in deren proximalem Drittel nach oben läuft, endet auf unserem Stadium genau am Übergang von Vorniere und Urniere (Tafel II, Figur 4). Allmählich aber, während sich indessen die Vorniere rückbildet, wächst er weiter nach oben in deren Gebiet hinein (Tafel II, Figur 5) und mündet schließlich mit dem anderen, längs der Leber verlaufenden Ast und der Vena jugularis dextra zusammen. RATHKE (33) bezeichnet diese eigentliche Fortsetzung der Vena cava als „vordere Nierenvene". Auf meinen Zeichnungen ist sie als Vena cava inf. (Ramus renalis anterior) bezeichnet.

Mit der Rückbildung der Vorniere und dem Wachstum der Vena cava inf. (Ram. renalis ant.) nach oben geht eine allmähliche Reduktion des Vornierenplexus der Venae card. post. Hand in Hand (vgl. den folgenden Abschnitt). Die mehr und mehr rudimentär werdende Vorniere läßt dann ihr venöses Blut zum größten Teil durch quere Verbindungsäste in den Ramus renalis ant. der Vena cava abfließen (Tafel II, Figur 5).

**4. Stadium.** Vorniere rückgebildet und funktionslos. Keimdrüse geschlechtlich differenziert, noch unreif. Umfaßt das Larvenstadium von Ichthyophis, in welchem die Tiere im Wasser leben und nach Verlust der Kiemen Luft von der Oberfläche durch den Mund einatmen. Das am Ende des vorigen Stadiums unterhalb der letzten Kiemenfeder durchgebrochene Kiemenloch ist bestehen geblieben. (SARASIN, Figur 49—54.)

## Vorniere.

Die schon am Ende des vorigen Stadiums bemerkbar werdende Rückbildung des Organs macht im Larvenstadium rasche Fortschritte. Figur 4b auf Tafel II stellt die Vorniere am Anfang, Figur 4c am Ende dieses Stadiums dar. Da die Figuren 4a—c bei derselben Vergrößerung gezeichnet sind, kann man aus ihnen die direkte Verkleinerung des Organs erkennen.

Die Veränderungen, die an der Vorniere vor sich gehen, drücken sich in folgenden Punkten aus.

1. Zerfall und Schwund der schlingenförmig gewundenen

Kanäle. Sowohl die Schlingen der Querkanäle als auch des Vornierenganges werden hiervon betroffen.

2. Hand in Hand hiermit geht die Ablösung der Außentrichter wie der Innentrichter von den Kanälen und voneinander. Die Außentrichter bleiben größtenteils erhalten; die Innentrichter bilden sich gänzlich zurück.

3. Umwandlung des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere in Nebenniere (Tafel VI, Figur 20, Tafel II, Figur 4 b) unter Rückbildung der Glomeruli.

4. Weiterwachstum des Ramus renalis anterior der Vena cava inferior nach oben in das Gebiet der Vorniere hinein. Das Venenblut des Vornierenrudiments fließt dann zum größten Teil durch quere Äste in den Ramus renalis ant. ab.

Das Resultat dieser Veränderungen ist folgendes: Jederseits liegt dem proximalen Ende der Urniere ein Knötchen an, das aus einem Haufen blindgeschossener Epithelröhren besteht. Dieselben hängen weder unter sich, noch mit dem Vornierengang im Bereich der Urniere zusammen. Auf der ventralen, in späteren Stadien der lateralen Oberfläche des Knötchens liegt eine Längsreihe abgelöster Trichter. Das abgelöste Ende derselben dringt in das Innere des Knötchens ein, hat hier aber keine Verbindung mit den Kanalblindschläuchen. Zuweilen löst sich auch ein Trichter völlig von der Hauptmasse des Knötchens ab und liegt dann frei neben dem Knötchen. Die Zahl der mit großen Wimperhaaren versehenen Trichter schwankt sehr. In jüngeren Stadien zähle ich meist 8—9, in älteren 5—7.

Von Innentrichtern ist keine Spur mehr wahrzunehmen. Dort, wo früher der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere lag, liegt jetzt Nebenniere (Figur 5).

Die histologischen Vorgänge bei dieser Umwandlung werden durch Figur 20, Tafel VI veranschaulicht, die einen Längsschnitt durch einen MALPIGHI'schen Körper der Vorniere eben im Beginn der Umwandlung darstellt. Wir sehen hier, daß die Wucherung der Nebennierenelemente von der Epithelwand (Kapsel) des MALPIGHI'schen Körpers ausgeht und von unten nach oben zu fortschreitet.

## Urniere.

Die Hauptveränderungen, die die Urniere auf diesem Stadium betreffen, sind zweierlei Art. Erstens bestehen sie in einer ansehnlichen Volumszunahme des Organs, indem jetzt zu den inter-

segmental eingeschobenen Kanälen 2. Ordnung solche 3. und 4., vielleicht sogar in unteren Abschnitten noch höherer Ordnung treten. Überhaupt erfolgt die Volumszunahme des Organs je weiter nach abwärts, um so stärker, so daß die Kanäle in den oberen Abschnitten lockerer, in den unteren dichter gedrängt liegen. Weniger ausgeprägt ist die Dickenzunahme des Organs von vorn nach hinten.

Die neuen intersegmental eingeschobenen Kanälchen, die in derselben Längsreihe liegen, wie die primären, münden durch eigene Ausführgänge in den Vornierengang ein. Für diejenigen 2. Ordnung kann ich das mit völliger Bestimmtheit, für die höherer Ordnung mit großer Wahrscheinlichkeit angeben.

Das Auftreten neuer Kanäle dorsal von der Längsreihe der primären und der zwischen diesen eingeschobenen 2., 3. und 4. Ordnung erfolgt nicht im Larvenstadium, sondern erst, wenn die Larve ihr Wasserleben aufgiebt, ans Land geht und hier noch ansehnlich wächst.

Die histologischen Veränderungen betreffen ausschließlich die Harnkanäle jenseits ihres Überganges in die Trichterkanäle. Letztere mit ihren beiden Endästen, dem Außen- und Innentrichter, und das MALPIGHI'sche Körperchen, in das der Innentrichter einmündet, bewahren dauernd den im vorigen Stadium geschilderten Bau.

Die Hauptveränderung, die eintritt, besteht darin, daß Vornierengang und die bei weitem größte Strecke des Epithelrohrs der Querkanälchen ihre Wimperung verlieren. Nur eine kurze Strecke, mitten im Verlauf jedes Querkanals, behält seine Wimpern. Sie entspricht dem zwischen den Ziffern 18 und 19 gelegenen Kanalstück auf Figur 6 d, Tafel III. Das Epithelrohr dieser wimpernden Strecke bleibt im Verhältnis zu den beiden anderen Kanalstrecken, zwischen die es eingeschaltet ist, sehr dünn. Hierdurch wird jedes Urnierenkanälchen in drei, ihrer Dicke und epithelialen Auskleidung nach verschiedene Abteilungen zerlegt; die Übergänge von einer Abteilung in die andere erfolgen sehr unvermittelt.

Rechnen wir den Trichterkanal, der Außentrichter und Innentrichter nebst MALPIGHI'schem Körper mit dem Urnierenkanälchen verbindet, hinzu, so können wir mit SPENGEL (42, p. 7) an letzterem 4 Abteilungen unterscheiden.

1. Trichterkanal mit Außen- und Innentrichter. Der Außentrichter mündet in die freie Leibeshöhle, der Innentrichter in das MALPIGHI'sche Körperchen.

2. Eine wimperlose Kanalstrecke, die vom Trichterkanal aus etwa die Hälfte des Verlaufs des Harnkanälchens einnimmt. Hohe, kubische Epithelzellen ohne Wimpern mit wandständigen runden Kernen und trübem, körnigem Protoplasma.

Diese Strecke würde dem Teil 4—13 der Windungen des auf Figur 6 dargestellten Kanälchens entsprechen, das freilich ein jüngeres Stadium wiedergiebt.

3. Wimpernde Kanalstrecke, sehr kurz; verläuft quer von außen nach innen. Entspricht der zwischen 13 und 14 liegenden Kanalstrecke Figur 6a. Epithel ähnlich demjenigen der Trichter und Trichterkanäle.

4. Daran anschließende wimperlose Strecke bis zur Einmündung in den Vornierengang 14—22 Figur 6. Epithel zunächst ähnlich demjenigen der 2. Kanalstrecke. Wird allmählich gegen die Einmündung in den Vornierengang zu niedriger. „Stäbchenstruktur" des Protoplasmas vermag ich in diesen Abschnitten ebensowenig nachzuweisen wie Spengel. Es ist aber sehr möglich, daß auch bei meinen Präparaten dieser negative Befund auf die Konservierung zurückzuführen ist.

Die Wandung des Vornierenganges besteht aus niedrigen cylindrischen Epithelzellen mit runden Kernen, die den größten Teil des Zellinhalts ausmachen.

Vorstehende Angaben bieten der Spengel'schen Beschreibung gegenüber nichts neues. Nur die Topographie des 2., 3. und 4. Kanalabschnittes habe ich genauer bestimmt.

## Nebenniere.

Nicht nervöser Teil. Die Nebenniere ist gegen das vorige Stadium in gleichem Schritte mitgewachsen, wie die übrigen Teile des Urogenitalsystems. Dabei hat sie ihren streng paarigen Bau bewahrt. Von dem segmentalen An- und Abschwellen ist dagegen nichts mehr wahrzunehmen. Zwar sehen wir die Nebennierenschläuche, die rechts und links der Wand der Vena cava angelagert sind, sich hie und da anhäufen, dann auch wieder einmal in ihrem Längsverlauf eine Unterbrechung zeigen und die Venenwand an dieser Stelle frei lassen. Solche Verdickungen und Unterbrechungen der Längsreihe von Nebennierenschläuchen erfolgen aber nicht segmental. Die Unterbrechungen können über eine längere Strecke hin ganz fehlen. Wo Unterbrechungen der Epithelballen vorhanden sind, deuten wenigstens verbindende Bindegewebs-

brücken auf die Einheitlickeit des Längsverlaufs der gesamten Bildung (Tafel XIII, Figur 53 a).

Aus dem für die vorigen Stadien Berichteten geht hervor, daß die Nebenniere durch die „Nebennierenstränge" mit den Sexualsträngen zusammenhängt, und die Vereinigung beider Stränge mit den MALPIGHI'schen Körperchen erster Ordnung in Verbindung tritt.

Aus diesem Strangsystem wird ein kompliziertes Netzwerk, oder vielmehr es hat von vornherein einen netzförmigen Bau. Derselbe kann aber als solcher erst auf späteren Stadien klar erkannt werden, da es erst dann gelingt, die Teile auseinanderzuziehen und auf Totalpräparaten zu untersuchen. Auf Schnitten ist das kaum ausführbar. Im folgenden Abschnitt soll jenes Netz, das Keimdrüsennetz, ausführlich beschrieben werden. Es entsteht die Frage, ob auch in späteren Stadien die Nebennierenschläuche durch Nebennierenstränge mit jenem Netzwerk zusammenhängen.

Das Keimdrüsennetz liegt im Aufhängeband der Keimdrüse (Mesorchium, Mesoophoron). Gerade an der Wurzel dieses Bandes sind die queren Züge des Netzwerks durch eine Längskommissur verbunden, die wir als Längskommissur des Keimdrüsennetzes bezeichnen wollen (Tafel XI, Figur 45, auch angedeutet in Tafel X, Figur 43).

Die Wurzel des Aufhängebandes und damit die Längskommissur liegt nun dauernd in nächster Nähe der Nebenniere (Taf. XIII, Figur 52 a), und an dieser Stelle fand früher (Tafel VIII, Figur 29) der Abgang der Nebennierenstränge von der gemeinsamen Wurzel statt, die zum primären MALPIGHI'schen Körperchen führte.

In älteren Larvenstadien kann ich nicht mehr, weder auf Totalpräparaten, noch auf Schnitten, diese Verbindung der Nebennieren mit den primären MALPIGHI'schen Körperchen, beziehentlich mit der Längskommissur des Keimdrüsennetzes nachweisen. Ob sie sich wirklich g ä n z l i c h gelöst hat, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden. Die Längskommissur und die Nebenniere liegen so dicht beieinander, und die Teile haben sich im allgemeinen so vergrößert, daß eine strangförmige Verbindung jetzt ungleich schwerer nachgewiesen werden kann, wenn man in Betracht zieht, daß sie sich nicht im Verhältnis zum Wachstum der verbundenen Teile mit vergrößert zu haben braucht. Auf Totalpräparaten kann ein negativer Befund vollends trügerisch sein, da im mikroskopischen Bilde gerade an dieser Stelle, der Wurzel des Mesorchiums oder Mesoophorons, die innerhalb des Aufhängebandes klar übersehbaren Teile des Keimdrüsennetzes nur zu-

sammen mit darüber oder darunter lagernden Teilen zur Anschauung gebracht werden können.

Ich fasse meine Befunde dahin zusammen, daß in älteren Stadien ansehnlichere Verbindungen zwischen Keimdrüsennetz und Nebenniere, die physiologisch von Bedeutung sein könnten, nicht existieren; die Möglichkeit feiner strangförmiger Verbindungen aber zwischen Längskommissur und Nebenniere läßt sich bei der benachbarten Lage beider Teile nicht ganz ausschließen.

Wenden wir uns nun zur genaueren Betrachtung der Nebenniere, so war die innige Beziehung zur Wand der Vena cava schon hervorgehoben. Figur 53 a und b auf Tafel XIII zeigt die Anlagerung an die Venenwand im Totalpräparat, Figur 52 a und b auf Querschnitten. Die Beziehung zur Venenwand ist durchaus konstant und steht zweifellos mit der Funktion des Organs in Beziehung. Noch deutlicher geht dies aus seinem Lageverhältnis zu den abführenden Nierenvenen hervor. Durch die Lagerung der Nebennieren genau in der Verbindungsbrücke zwischen Vena cava und den Urnieren (Tafel XIII, Figur 52 a) muß das gesamte, aus den Urnieren abfließende Blut (Venae renales revehentes) entweder an den Nebennieren vorbei oder zwischen den Schläuchen der letzteren hindurch fließen. Gewöhnlich geschieht das letztere. Schnitte, wie sie in Figur 52 b dargestellt sind, veranschaulichen in sehr überzeugender Weise die Beziehungen der Nebennieren zur Abflußbahn des Nierenblutes. Vielleicht kann diese morphologische Thatsache einen Fingerzeig dafür liefern, in welcher Richtung physiologische Forschungen die immer noch ganz rätselhafte Funktion der Nebennieren zu suchen haben.

So deutlich im allgemeinen die Beziehungen der Nebennieren zu den Wandungen der Vena cava inf. und der Venae ren. revehent. sind, so sicher ist doch andererseits, daß niemals eine direkte Berührung zwischen den charakteristischen Gewebselementen der Nebennieren und dem Venenblut stattfindet.

Die Nebennierenschläuche finde ich stets allseitig von einer Bindegewebshülle umgeben. Dieselbe kann ziemlich derb sein (Figur 52 a, 54), ist aber auch zuweilen zu einer ganz zarten, einfachen Schicht verdünnt, besonders dort, wo die Nierenvenen zwischen den Schläuchen durchtreten. Bei der außerordentlich geringen Wanddicke jener Venen ist das Blut von den Nebennierenzellen nur durch eine minimale Gewebsschicht getrennt, aber doch immer vollkommen getrennt (Figur 52 b). An anderen Stellen ist die Kapsel der Schläuche viel dicker und führt Gefäße.

In das Innere der Schläuche habe ich niemals Gefäße eindringen sehen; sie werden ausschließlich von außen ernährt. Zuweilen findet man im Innern der Schläuche einen Hohlraum. Derselbe hat dann unregelmäßige Form, und die ihn begrenzenden Zellen zeigen keine regelmäßige Aufstellung zu einem umsäumenden Epithel. Meist findet man im Innern des Hohlraums in Zerfall begriffene Nebennierenzellen, und ist die ganze, übrigens nicht allzuhäufig auftretende Hohlraumbildung auf den Zerfall zentraler Zellen zurückzuführen. Von einem Ausführgang ist nie eine Spur zu entdecken.

Die Nebennierenzellen besitzen einen eiförmigen Kern und einen im Verhältnis zum Kerne großen, je nach Lage der Zellen anders geformten Protoplasmaleib. Das Protoplasma ist hell, sehr fein granuliert, tingiert sich fast gar nicht mit Karmin und Hämatoxylin. Die Zellwände treten scharf hervor.

Nervöser Teil der Nebenniere. Im Larvenstadium bemerkt man, daß den Nebennierenballen eigentümliche Zellen anliegen, die bei Objekten, welche mit Chromsäure konserviert worden sind, sich durch eine gelbbraune Färbung des Zellkörpers deutlich von den übrigen Gewebselementen abheben. Diese Zellen liegen der Peripherie der eigentlichen Nebennierenballen innig an, zuweilen vereinzelt oder in sehr kleinen Komplexen, zuweilen bilden sie förmliche Anhäufungen und drängen sich dann gern zwischen zwei Ballen eines Querschnitts (Tafel XIII, Figur 52 a). In ihrer Form sind diese Zellen nicht sehr wesentlich von denen des nicht nervösen Teils der Nebenniere unterschieden. Sie besitzen aber im Gegensatz zu letzteren ein auffallendes körniges Zellplasma (Tafel XIII, Figur 54) und unterscheiden sich von ihnen vor allem durch die deutliche Farbenreaktion auf Chromsäure.

Ganz ähnliche Zellen und Zellkomplexe sind von Leydig (22, 23), Semper (40) und vor allem von Balfour (3) bei Elasmobranchiern aufgefunden und als Teile des sympathischen Nervensystems erkannt worden. Balfour stellte fest, daß bei diesen Fischen dieser Teil der Nebenniere, den er suprarenales Organ nennt, der eigentlichen Nebenniere, dem interrenalen Organ noch nicht unmittelbar anliegt, sondern dorsal von demselben, scheinbar ohne jede Beziehung zu ihm gelagert ist. Das suprarenale Organ der Elasmobranchiern ist paarig und deutlich segmentiert. Balfour konnte nachweisen, daß das Organ sich von den Ganglien des Grenzstranges abspaltet, und machte es

sehr wahrscheinlich, daß die Zellen des suprarenalen Organs nichts anderes als eigentümlich umgewandelte Ganglienzellen des Sympathicus sind. Er wies darauf hin, daß wahrscheinlich aus dem interrenalen Organ der Selachier die Rindensubstanz, aus dem suprarenalen Organ die Marksubstanz der Nebenniere der Säuger hervorgehe. Dieser Auffassung schloß sich Mitsukuri (28) an, und Braun (9) fand in den Reptilien in dieser Beziehung sozusagen ein Übergangsglied zwischen Selachiern und Säugern, da bei ihnen das suprarenale Organ dem interrenalen zwar unmittelbar anliegt, aber von ihm noch nicht allseitig umschlossen wird. Braun's Angaben wurden neuerdings durch Hoffmann (18) bestätigt. Ganz ähnlich wie bei Reptilien liegen, wie die eben mitgeteilten Beobachtungen bei Ichthyophis zeigen, die Verhältnisse bei Coecilien, und wie ich auf Grund eigener Beobachtungen hinzusetzen kann, auch bei den übrigen Amphibien. Auch dadurch schließen sich die Amphibien an die Reptilien an, daß der nervöse Teil der Nebenniere in älteren Stadien keine Spur von Segmentation mehr zeigt, natürlich aber seine paarige Anordnung ebenso wie das interrenale Organ, dem er anliegt, dauernd beibehält. Auch bei Selachiern bleibt das segmentierte Suprarenalorgan paarig; das interrenale Organ wird sekundär unpaar.

Bei Ichthyophis fand ich im nervösen Teil der Nebenniere niemals unveränderte sympathische Ganglienzellen; bei Fröschen dagegen habe ich ab und zu auch solche Zellen gefunden. Nervenfasern konnte ich mit Sicherheit nicht nachweisen, zweifle aber nicht, daß sie bei einer speziell hierauf gerichteten Untersuchung gefunden werden können.

Über die Entwickelung des sympathischen Teils der Nebenniere bei Ichthyophis kann ich keine Angaben machen, da die Untersuchung derselben bei der ungewöhnlich schwachen Ausbildung des Grenzstranges bei diesem Tiere eine äußerst schwierige ist. In dieser Beziehung würden die Anuren ungleich günstigere Objekte sein.

### Keimdrüse. Geschlechtliche Differenzierung derselben.

Die Keimdrüse haben wir im vorigen Stadium in einem noch sehr einfachen Zustande verlassen, in dem sie sich als ein vorspringender Längswulst an der lateralen Seite der frei in die Leibeshöhle vorspringenden Keimfalte erhob. In der Kuppe letzterer Falte häufte sich Bindegewebe an, dessen Zellen sich später

mit Fett infiltrierten. So wird die Kuppe zum Fettkörper, der, wie Figur 29, Tafel VIII zeigt, zunächst ventral und medial von der Keimdrüse liegt, also genau dieselbe Lage hat, wie sie der Fettkörper der Urodelen dauernd besitzt. Auch bei Ichthyophis ändert sich das im Grunde nicht. Die Peritonealplatte zwischen Keimdrüse und Kuppe wächst aber hier sehr stark, so daß sie später die Keimdrüse überlagert, und ihr angeschwollenes Ende, der Fettkörper, dann lateral von der Keimdrüse zu liegen kommt (Figur 38, Tafel IX. Figur 42, Tafel X. Figur 44, Tafel XI).

Der Unterschied in der Lage der Fettkörper bei Coecilien und Urodelen, auf den SPENGEL (42, p. 5) zuerst aufmerksam gemacht hat, ist mithin kein prinzipieller. Es ist sicherlich nur ein Schreibfehler, wenn SPENGEL (l. c.) sagt, die Geschlechtsorgane säßen bei Coecilien an der ventralen Fläche der Aufhängebänder. Ursprünglich sitzen sie bei beiden Geschlechtern an der lateralen Fläche, die durch die gekennzeichneten Wachstumserscheinungen zur dorsalen wird. Diese Lagerung behalten sie dauernd bei weiblichen Tieren (Tafel IX, Figur 38.) Beim Männchen erfolgt auch in der ventralen (ursprünglich medialen) Fläche der Keimfalte eine Umwandlung des Epithels in Keimepithel. Dadurch erscheint dann sekundär der Hoden in den Verlauf des Aufhängebandes eingeschaltet, nicht wie das Ovarium ihm dorsal aufsitzend (Tafel XII, Figur 49).

Bei Urodelen wächst die Anheftungsplatte der Keimdrüse an die Keimfalte stärker; dadurch wird ihre laterale Lage zum Fettkörper noch deutlicher ausgeprägt. Bei Coecilien unterbleibt ein faltenförmiges Vorwachsen der Keimdrüse an der Seite der gesamten Keimfalte. Dafür erfolgt ein starkes Wachstum der Strecke zwischen Keimdrüse und Kuppe. Hierdurch wird die ursprünglich laterale Lage der Keimdrüse undeutlich gemacht (vgl. Figur 29, Tafel VIII und Figur 38, Tafel IX).

Bei den Anuren endlich ist das Verhältnis dahin abgeändert, daß die proximalen Abschnitte der Keimfalte nur noch Fettkörper, die distalen nur noch Keimdrüse produzieren.

Auch bei den Coecilien produziert die Keimfalte nicht in ihrer ganzen Länge sowohl Fettkörper als auch Keimdrüse, vielmehr wird hier an der Keimfalte zwar in der ganzen Länge Fettkörper, aber nur im proximalen Abschnitt auch Keimdrüse produziert. Dabei reicht die Produktion von Keimdrüse beim Weibchen tiefer nach unten als beim Männchen, bei welchem die distalen Abschnitte der indifferenten Keimdrüsenanlage sich nicht weiter entwickeln.

Teilt man die gesamte Urnierengegend der Länge nach in 6 gleiche Teile, so kommt Keimfalte und mit ihm Fettkörper in beiden Geschlechtern etwa im 3., 4. und 5. Sechstel zur Entfaltung, beim Männchen sogar häufig noch tiefer; eigentliche Keimdrüse aber beim Weibchen nur im 3. und 4., beim Männchen nur im 3. Sechstel.

Schon im vorigen Stadium haben wir erkannt, daß das, was wir als Keimdrüse bezeichnet haben, in gewissem Sinne eine zusammengesetzte Bildung ist. Wir können unterscheiden: 1. das an dieser Stelle gewucherte und eigentümlich veränderte Peritonealepithel: Keimepithel. 2. Die Verbindung dieser Epithelstrecke mit Nebenniere und primärem MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere durch verbindende netzförmig anastomosierende Epithelstränge (Sexualstränge): Keimdrüsennetz. Letzteres sahen wir aus dem Kontakt b der segmentierten mit der unsegmentierten Leibeshöhle hervorgehen (Tafel IV; Tafel V, Figur 13, 14).

Über den Bau dieses Netzwerkes können wir uns erst in etwas älteren Stadien völlige Klarheit verschaffen, da wir dasselbe erst dann, wenn die Keimfalte eine gewisse Länge erreicht hat, auf Totalpräparaten untersuchen können. In jüngeren Stadien sind nur Schnittpräparate zur Untersuchung zu verwenden, und es ist ungemein schwierig, sich aus ihnen das Bild eines feinen Netzwerks zu rekonstruieren. Doch zeigen auch sie, daß letzteres von Anfang an so gebaut ist wie in den leichter zu untersuchenden späteren Stadien.

Der Kontakt b entsprach ebenso wie der ursprünglich zugehörige Kontakt a genau dem Übergang von der segmentierten Leibeshöhle (Ursegment) in die unsegmentierte Leibeshöhle (Seitenplatten). Wir werden uns daher nicht zu wundern haben, wenn die aus ihm hervorgehenden Produkte in ihrem dorsalen Abschnitt segmentalen, in ihrem ventralen dagegen nicht segmentalen Charakter besitzen.

Wir unterschieden in jenem Strangsystem drei verschiedene Arten von Strängen (Tafel VIII, Figur 29 und Tafel XIV, Figur 60 und 62).

1. Stränge, die vom primären MALPIGHI'schen Körperchen ausgehen und sich nach kurzem Verlauf nach zwei Richtungen gabeln. Diese Stränge, der am meisten dorsal gelegene Teil des Kontakts, haben durchaus segmentalen Charakter. Wir bezeichnen sie als Segmentalstränge.

2. Die eine Gabelung, die zur Nebenniere führt. Wir be-

zeichnen sie als Nebennierenstränge. Dieselben sind besonders deutlich in jüngeren Stadien nachweisbar. Ihre Anordnung scheint ebenfalls eine segmentale zu sein.

3. Stränge, die sich von den Segmentalsträngen ventralwärts abzweigen. Gleich an ihrer Abzweigung bilden sie ein Geflecht oder besser eine unregelmäßig strickleiterförmige Längsverbindung. Aus dieser verlaufen quere, häufig im Verlauf anastomosierende Verbindungen zur Keimdrüse. Dieses dritte Strangsystem, das System der Sexualstränge oder das Keimdrüsennetz im engeren Sinne, zeigt keine wahre Segmentierung. Zwar sind die queren Äste des Netzwerks in ziemlich regelmäßigen Abständen geordnet, aber die Abstände haben keine Beziehung zur Segmentierung des Körpers.

Die queren Äste, die von der Längskommissur in die Keimfalte verlaufen, begeben sich nicht in die Kuppe derselben, sondern biegen seitlich um und treten in die Keimdrüse bis unmittelbar unter das Keimepithel, ohne mit demselben zunächst direkte Verbindungen einzugehen (Tafel VIII, Figur 29). Unter dem Keimepithel angelangt, gehen sie schon im indifferenten Stadium untereinander eine Längsverbindung durch auf- und absteigende Äste ein. Aus dieser Längsverbindung wird der Längskanal der Keimdrüse, der Centralkanal des Hodens beim Männchen und der Ovarialkanal beim Weibchen.

Beim Übergange vom dritten in das vierte Stadium, das Larvenstadium, mit dem wir es jetzt zu thun haben, werden geschlechtliche Differenzen an den Keimdrüsen der verschiedenen Larven bemerkbar. Dieselben betreffen beide Konstituenten der Keimdrüse: das Keimepithel und das Keimdrüsennetz.

Das Keimepithel zeigt in beiden Fällen, mag nun die Drüse zur männlichen oder weiblichen werden, eine reichliche Vermehrung der Keimzellen durch eine eigentümliche Form der Zellteilung, die zur Bildung von Keimzellennestern (Ureiernestern) führt (Tafel IX, Figur 35, 36). Neben solchen Nestern sehen wir nun aber in der Keimdrüse, die zur weiblichen wird, noch eine andere Gruppierung von Zellkomplexen auftreten, die wir kurzweg als Follikelbildung bezeichnen wollen (Tafel IX, Figur 36). In der männlichen Drüse kommt es bloß zur Nest-, nie zur Follikelbildung.

Was hinwiederum das Netz der Sexualstränge anlangt, so ließen sich im indifferenten Stadium die Enden der Querkanäle in allen Drüsen bis unter das Keimepithel verfolgen (Tafel VIII,

Figur 29), wo sie, durch Längsausläufer verbunden, den Längskanal der Keimdrüse bilden.

In der männlichen Keimdrüse behalten die Enden diese Lage; sie gabeln sich unter dem Epithel meist dichotomisch und zwar so, daß der eine Ast nach oben, der andere nach unten umbiegt und nun längs des Keimepithels auf- oder absteigt (Tafel XI, Figur 45). Diese Längsausläufer der Sexualstränge und der durch sie gebildete Längskanal der Keimdrüse bleiben im männlichen Geschlecht dauernd im Zusammenhang mit den queren Ästen; dabei kann es vorkommen, daß einige Zweige der Querkanäle nicht mit dem Längskanal im Zusammenhang stehen, sondern blind endigen (Figur 45).

In der weiblichen Keimdrüse findet dagegen eine sekundäre Lösung der Querkanäle vom Längskanal der Keimdrüse statt. Wenn das Aufhängeband der Keimfalte stark wächst, und die Keimdrüse dadurch weit von der Wurzel desselben entfernt wird (Tafel IX, Figur 38), wachsen die Queräste des Keimdrüsennetzes nicht im gleichen Schritte mit, sondern lösen ihren Zusammenhang mit dem Längskanal der Keimdrüse, den auch sie ursprünglich besaßen, und liegen nun bei älteren Larven etwa in der Mitte des Weges zwischen Wurzel des Aufhängebandes und Längskanal der Keimdrüse (Tafel X, Figur 43). Hier sieht man sie unverzweigt blind endigen.

### Hoden.

Der Bau des Hodens ist nach dem, was über die geschlechtliche Differenzierung gesagt worden ist, leicht zu verstehen.

Wir erinnern uns, daß es für die männliche Drüse charakteristisch ist, daß die queren Äste des Keimdrüsennetzes, da, wo sie mit dem Keimepithel in Berührung sind, sich dichotomisch in auf- und absteigende Äste teilen, die anastomosieren und einen unter dem Keimepithelstreifen verlaufenden Längsstreifen bilden. Nur wenige Äste des Netzes haben keinen Zusammenhang mit jenem Längsstreifen, sondern endigen blind (Tafel XI, Figur 45). Die Anlage der Keimdrüse sahen wir im indifferenten Stadium über das Niveau der gesamten Keimfalte als lateralen Wulst vorspringen (Tafel VIII, Figur 29).

Schlagen sich die Keimfalten bei weiterem Wachstum nach den Seiten hin um, so liegt der Wulst nun in der dorsalen, nicht mehr in der lateralen Fläche der Keimfalte. Das ist der dauernde Zustand beim Weibchen. Beim Männchen aber bleibt die Bildung des

Keimepithels nicht auf jene dorsale (ursprünglich laterale) Fläche der Peritonealplatte beschränkt, sondern erstreckt sich allmählich auch auf die ventrale Fläche. Wir nehmen dann statt eines dorsalen Wulstes eine nach vorn wie nach hinten vorspringende Verdickung des Peritonealepithels an dieser Stelle wahr (Tafel XII, Figur 48a). Wir können dies auch so ausdrücken, daß das Keimepithel ursprünglich nur lateral (später dorsal) von dem darunter liegenden Längskanal des Keimdrüsennetzes gelegen ist, ihn aber später allseitig umwächst (Tafel XII, Figur 49b), bei der Umwachsung nur die Stellen freilassend, wo Querkanäle in ihn eintreten. Somit wird der Längsstreifen oder Längskanal in das Centrum des Keimdrüsenwulstes aufgenommen, dem er ursprünglich nur medial (später ventral) anlagerte: er wird dadurch zum C e n t r a l k a n a l des Hodens (Tafel XI, Figur 44, 47, Tafel XII, Figur 48, 49a, b).

Um jenen Längsstreifen, den späteren Centralkanal, der zunächst noch kein Lumen hat, war das Keimepithel in Wucherung begriffen, und zwar zunächst seiner ganzen Länge nach ohne Unterbrechung. Doch ist gleich von vornherein die Zellvermehrung nicht in allen Höhen eine gleichmäßige. Sie ist am schwächsten überall da, wo die Querkanäle in den Centralkanal eintreten, und am stärsten immer in der Mitte zwischen zweien solcher Eintrittstrittsstellen. Hierdurch machen sich bald ziemlich regelmäßige, aber nicht segmentale An- und Abschwellungen des Keimdrüsenwulstes bemerklich (Tafel XI, Figur 44). Nicht nur das Keimepithel, sondern auch der Centralkanal ist an diesen An- und Abschwellungen beteiligt, da auch er sich inmitten der Anschwellungen ansehnlich verdickt (Tafel XI, Figur 46).

Bisher habe ich immer schlechthin von einer Wucherung des Keimepithels gesprochen. Die histologischen Vorgänge hierbei sind einfach, aber höchst charakteristisch. Die umgewandelten Epithelzellen, die wir schon im zweiten und dritten Entwickelungsstadium unseres Tieres kennen gelernt und als Urkeimzellen (Ureier) bezeichnet haben, beginnen sich nämlich in eigentümlicher Weise zu teilen, während sich gleichzeitig neue Peritonealzellen in Urkeimzellen umwandeln. Dabei rücken die Peritonealzellen bei dieser ihrer Umwandlung von der Oberfläche in eine tiefere Lage des Epithels herab (Tafel IX, Figur 33). Sie, sowie ihre Teilungsprodukte liegen d i r e k t u n t e r dem Peritonealepithel, das ihnen fortdauernd neue Zufuhr von Urkeimzellen nachsendet.

Das Charakteristische bei der Teilung der Urkeimzellen liegt in folgendem. Zunächst teilt sich der Kern einer Keimzelle mittelst

gewöhnlicher indirekter Kernteilung. Der Protoplasmaleib folgt nach. Jede Teilzelle scheidet darauf an ihrer Peripherie eine scharf kenntliche Membran ab. Die Membran der geteilten Mutterzelle hat sich aber bei diesen Vorgängen nicht gelöst oder mitgeteilt, vielmehr umgiebt sie in scharfer Ausprägung nunmehr beide Teilstücke. Zwei vollkommen ausgebildete, mit Membranen versehene Teilzellen liegen in der Membran der Mutterzelle vereinigt (Tafel IX, Figur 36). Nun teilen sich die beiden Tochterzellen wieder zusammen zu 4, diese zu 8 Teilzellen. Bei diesen weiteren Teilungen erhalten sich die Membranen der Teilzellen 2., 3. u. s. w. Ordnung nicht, nur die Membran der Mutterzelle erster Ordnung bleibt erhalten (Tafel IX, Figur 35, 36). Das Endresultat ist ein Haufen von Zellen, deren jede der primären Urkeimzelle gleicht. Dieser Haufen wird von der Membran der Mutterzelle erster Ordnung umschlossen und zu einem Ganzen, einem Keimzellennest (Ureiernest, SEMPER) vereinigt. Untersuchen wir nun die Stellen näher, die sich als Verdickungen des Keimdrüsenwulstes bei der männlichen Larve bemerklich machen, so finden wir dort eine starke Anhäufung von Keimzellennestern. Dieselbe nimmt gegen die verdünnten Stellen des Wulstes allmählich ab (Tafel XI, Figur 47). Kleine Nester oder solitäre Urkeimzellen lagern aber in jüngeren Hoden dem Centralkanal auch an den verdünnten Stellen an (Figur 47). Sie kommen jedoch nicht zur weiteren Ausbildung und verschwinden endlich ganz.

Die Verdickungen, die in den Längsverlauf des ursprünglich kontinuierlichen Keimdrüsenwulstes eingeschaltet sind und die wir kurzweg als Hodenlappen bezeichnen wollen, waren hervorgebracht durch Bildungen zahlreicher Keimzellennester im Umkreis um den hier verdickten Centralkanal (Tafel XI, Figur 47). Dabei ordnen sich die Nester aber konzentrisch so um den Centralkanal herum, daß ein jedes ihn an einer Stelle berührt (Tafel XII, Figur 48, 49 b). Der Hoden erhält hierdurch auf dem Querschnitt zunächst kreisrunde Form; in späteren Stadien wird er mehr elliptisch, indem er sich gegen den Eintritt und Austritt der Peritonealplatte zu, in deren Verlauf er eingeschaltet ist, ein wenig streckt (Tafel XII, Figur 49 b, 50).

Sehr wichtig ist die Thatsache, daß jedes Keimzellennest dem verdickten Centralkanal oder einer Ausbuchtung desselben (Taf. XII, Figur 48, 49 b) an einer Stelle unmittelbar anliegt. Zunächst handelt es sich hier jedenfalls um bloße Berührung. Die Nester

sind anfangs allseitig geschlossen, und der Centralkanal ist in jungen Stadien ein solider Strang ohne Lumen.

Später aber ordnen sich an der Berührungsstelle sowohl die Zellen des Nestes als auch diejenigen des Centralkanals in der auf Figur 48, Tafel XII dargestellten Weise, wobei sich beiderseits die Berührungspunkte entgegenbuchten. Die Aufstellung der Zellen an der Berührungsstelle wird besonders auf günstig getroffenen Längsschnitten klar. Endlich kommt es zu einer vollständigen Verlötung der gegeneinander vorgebuchteten Berührungsstellen und einer kontinuierlichen Angliederung der Epithelien.

Bald erhält dann der Centralkanal ein Lumen, und dasselbe erstreckt sich allmählich in die Ausbuchtungen gegen die Nester bis zur Verlötungsstelle hinein und schreitet über dieselbe hinaus bis ins Innere des Keimzellennestes vor (Figur 48). Dann sitzt das jetzt hohl gewordene Epithelbläschen sozusagen als verdicktes Ende der stielförmigen Ausbuchtung des Centralkanals auf. Ich bezeichne diese zu Bläschen gewordenen Produkte der Keimzellennester mit Semper, der sehr übereinstimmende Vorgänge bei der Entwickelung des Selachierhodens beschrieben und abgebildet hat (40, p. 362 und Tafel XXI), als Hodenampullen. Das Epithel der Ampullen geht kontinuierlich in dasjenige der Ausbuchtung des Centralkanals über, kontinuierlich, was die Anordnung der Zellen im Epithelrohr anlangt. Die Form und Größe der Zellen aber bleibt dauernd verschieden und läßt meist ohne Schwierigkeit erkennen, ob die unmittelbar aneinanderstoßenden Zellen aus dem Keimzellennest oder von der Ausbuchtung des Centralkanals herstammen. In ersterem Falle sind sie groß, besitzen helle, fein granulierte Protoplasmaleiber und runde Kerne, die den Zellkörper nun zum kleinen Teil ausfüllen. Im zweiten Falle bleiben die Zellen viel kleiner und die eiförmigen Kerne nehmen den größten Teil der Zelle ein.

Im Innern noch nicht eröffneter Keimzellennester findet man gewöhnlich eine oder mehrere Zellen, die sich von den übrigen Zellen des Nestes in keiner Weise unterscheiden. Schreitet später die Lumenbildung vom Centralkanal in dessen Ausbuchtung und von da in die Nester oder Ampullen fort, so finden wir dort einen centralen Hohlraum, wo früher eine oder mehrere centrale Zellen lagen (Tafel XII, Figur 49). Es fragt sich, was aus letzterem geworden ist. Sie können peripher ausgewichen sein und nun mit den Wandbeleg des Bläschens bilden helfen, oder sie können auch zerfallen und resorbiert sein. Da ich nie im Zerfall begriffene

Zellen im Innern der Ampullen gefunden habe, möchte ich die erstere Alternative für die wahrscheinlichere halten. Das Endresultat ist jedenfalls die Bildung einer einschichtigen Epithelblase (Tafel XII, Figur 49).

Wie schon oben erwähnt, sind die Urkeimzellen gleich nach ihrer Herausbildung in die Tiefe des Keimepithels gerückt und sie sowohl wie ihre Produkte, Keimzellennester und später Ampullen, werden kontinuierlich vom Keimepithel überzogen. Dabei findet in letzterem fortgesetzt eine Umwandlung von gewöhnlichen Epithelzellen in Urkeimzellen, ein Nachschub derselben in die Tiefe statt (Tafel XII, Figur 48). Doch scheint die numerische Vermehrung der Ampullen ihre Grenze zu haben. Figur 49 b zeigt den Querschnitt eines Hodens im Larvenstadium, Figur 50 bei fünfmal schwächerer Vergrößerung im geschlechtsreifen Tier. Wie man sieht, hat die Volumszunahme des Hodens vielmehr in einer kolossalen Vergrößerung der Ampullen als in einer Vermehrung der Zahl derselben ihren Grund. Auf dem Querschnitt des jungen Hodens zählt man 11, auf dem des ausgebildeten 18 vollgetroffene oder angeschnittene Ampullen. Auch noch im ausgebildeten Hoden findet man in der Peripherie unter dem dann stark abgeplatteten Epithel in der bindegewebigen Albuginea Urkeimzellen und Keimzellennester. Wahrscheinlich sind sie bestimmt, zum Ersatz verbrauchter Ampullen zu dienen.

Schon früh erhält jede Ampulle eine Hülle, die zunächst im wesentlichen aus platten Bindegewebszellen besteht. Woher das äußerst spärlich zwischen den tieferen Schichten des Keimepithels auftretende Bindegewebe stammt, habe ich nicht ermittelt.

## Eierstock.

Als charakteristisch für den Eierstock bei seiner Differenzierung aus dem indifferenten Stadium der Keimdrüse ist zu betrachten: 1) das Aufgeben der Beziehungen des übrigen Keimdrüsennetzes zum Längskanal der Keimdrüse; 2) die Bildung von Eifollikeln.

Im indifferenten Stadium beiderlei Arten von Keimdrüsen, derjenigen sowohl die zu Hoden wie derer, die zu Eierstöcken werden, reicht das aus Kontakt b des zweiten Stadiums (Tafel IV, V, Figur 13, 14) entstandene Keimdrüsennetz vermittelst seiner Querkanäle und des von ihnen gebildeten Längsstranges (Längskanals der Keimdrüse) bis unmittelbar unter das Keimepithel (Tafel VIII, Figur 29).

Während im männlichen Geschlecht diese Anordnung dauernd erhalten bleibt, löst sich beim weiblichen Tiere der Längsstreif oder Längskanal von den Querkanälen ab. Er bleibt unter dem Keimepithel medial, später ventral von demselben liegen, während die Querkanäle bei dem nun folgenden starken Wachstum des Mesophorons nicht gleichen Schritt halten, so daß die Keimdrüse mitsamt dem Längskanal mehr und mehr von ihren abgelösten Enden entfernt wird. So kommt es, daß schließlich in der Larve die Querkanäle etwa in der Mitte des Weges zwischen Wurzel des Mesophorons und der Keimdrüse blind und unverzweigt endigen. Diese Endigung kann ich überall als eine deutliche und scharf umschriebene wahrnehmen. Später bei noch stärkerem Wachstum des Mesophorons befindet sie sich relativ noch näher der Wurzel des letzteren. Das andere Ende der Querkanäle geht unverändert in die in der Wurzel des Aufhängebandes liegende Längskommissur über, die mit Nebenniere und primären MALPIGHI'schen Körperchen in Verbindung steht (Tafel X, Figur 42, 43).

Dagegen blieb der Längsstreif, später Längskanal der Keimdrüse nach Ablösung der Querkanäle unmittelbar unter dem Keimepithel liegen, das ihm zunächst lateral, später bei seitlichem Umklappen der Keimfalte dorsal anliegt (Tafel IX, Fig. 38 a und b).

Bis jetzt liegen demnach die Verhältnisse, abgesehen von der Ablösung der Querkanäle vom Längskanal ganz ähnlich beim Eierstock wie beim Hoden. Auch darin besteht Übereinstimmung, daß bei ersterem die Wucherung des Keimepithels im Längsverlauf ebenfalls nicht gleichmäßig erfolgt, sondern regelmäßige, aber nicht segmentale An- und Abschwellungen bildet, denen in gleicher Höhe erfolgende An- und Abschwellungen des Längskanals entsprechen (Tafel X, Figur 41). Doch kommt es hierdurch beim Eierstock nicht zur Lappenbildung wie beim Hoden, sondern die Ungleichheiten im Längsverlauf der Keimdrüse gleichen sich später aus, und das Ovarium bildet dann im Larvenstadium ein überall nahezu gleichdickes Längsband (Tafel X, Figur 42, 43).

Ein bemerkenswerter Unterschied zwischen Eierstock und Hoden macht sich darin bemerklich, daß bei letzterem das Keimepithel den Längskanal nicht sekundär allseitig umwächst, sondern dauernd seine dorsale (ursprünglich laterale) Lage zu ihm beibehält (Tafel IX, Figur 39).

Die Hauptdifferenz in der Entwickelung der weiblichen im Gegensatz zur männlichen Keimdrüse haben wir im Keimepithel zu suchen. Die Vermehrung desselben erfolgt anfangs in der

Keimdrüse beider Geschlechter durch Umwandlung von Peritonealzellen in Urkeimzellen, Einrücken der letzteren in eine tiefere Lage, so daß sie von gewöhnlichen Peritonealzellen überlagert werden, Teilung der Urkeimzellen zu Keimzellennestern (Tafel IX, Figur 36).

Dadurch, daß Urkeimzellen, Keimzellennester und mit ihnen auch gewöhnliche unveränderte Epithelzellen in die Tiefe gedrängt werden, wird das ursprünglich einschichtige Keimepithel natürlich zu einem mehrschichtigen. Doch dürfen wir es, streng genommen, in späteren Stadien nicht schlechthin als ein mehrschichtiges Epithel bezeichnen, da sich alsdann Bindegewebselemente hie und da zwischen die Urkeimzellen und Zellennester hineindrängen. Die Bindegewebszellen sind durch ihre geringere Größe von den Epithelzellen zu unterscheiden. Übrigens ist die Beteiligung des Bindegewebes im Keimwulst bei Ichthyophislarven eine ganz außerordentlich schwache. Lange Zeit hindurch besteht der Wulst ausschließlich aus Zellen, die sich in keiner erkennbaren Weise von den Zellen des Peritonealepithels und ihren Abkömmlingen unterscheiden.

Als Abkömmlinge des Peritoneal- beziehentlich Keimepithels wurden bisher die Urkeimzellen und ihre Teilungsprodukte, die Keimzellennester, genannt.

Nun ist, wie oben hervorgehoben, das Auftreten einer dritten Zellart für den Eierstock charakteristisch und unterscheidend, der Eizellen.

Diese Zellen gleichen nach Größe und Form der Kerne und Zellleiber und durch den Besitz einer leicht nachweisbaren Membran zunächst durchaus den Urkeimzellen. Sie sind aber von ihnen durch ein trüberes, mehr körniges Protoplasma und dadurch unterschieden, daß sie sich nicht teilen, sondern sich andauernd, sozusagen ins Ungemessene vergrößern. Diese Zellen trifft man immer von Zellen umlagert, die den gewöhnlichen, unveränderten Epithelzellen des Keimepithels gleichen, und diese Umlagerung ist, wie Totalpräparate und Schnitte älterer Eizellen zeigen, kein indifferentes Beieinanderliegen, sondern hat in innigen Beziehungen der umgebenden Zellen zur Eizelle ihren Grund, Beziehungen, die sich in der Bildung einer die Eizelle kontinuierlich umhüllenden Schicht, eines umhüllenden Epithels oder Follikelepithels ausdrücken.

Zunächst liegt der Gedanke sehr nahe, den Follikel einfach aus dem Keimzellennest derart abzuleiten, daß man die Eizelle als eine vergrößerte centrale Zelle desselben ansieht, die um-

hüllenden Epithelzellen als die klein gebliebenen, an die Peripherie gedrängten Schwesterzellen.

Gegen diese Auffassung aber sprechen verschiedene Umstände. Zunächst war es mir niemals möglich, einen Übergang zwischen beiden Bildungen zu finden, also etwa ein Keimzellennest mit deutlich vergrößerter Centralzelle. Das Keimzellennest ist charakterisiert durch die scharf ausgeprägte, strukturlose Membran, von der es umgeben wird; wie wir wissen, die Membran der Mutterzelle des Nestes. Finden wir nun Bildungen, die scheinbar ein Nest mit vergrößerter Centralzelle darstellen, so läßt die genauere Untersuchung doch immer die umhüllende Membran vermissen; wir haben dann stets nur eine größere Zelle vor uns, der sich kleinere angelagert haben. Die Bildung stellt aber keineswegs einen so geschlossenen Komplex dar, wie ein Keimzellennest.

Ganz im Gegenteil sehen wir sogar bei solchen jungen Follikeln das Follikelepithel stets an einer Stelle kontinuierlich in das Epithel der Nachbarschaft übergehen (Tafel IX, Figur 37, Tafel X, Figur 41). An dieser Stelle bildet das Follikelepithel eine deutliche Verdickung, so daß es durchaus den Anschein hat, als sei die Eizelle von hier aus überwuchert worden, eine Ansicht, die dadurch eine Stütze gewinnt, daß sich das Epithel gegen den entgegengesetzten Pol hin mehr und mehr verdünnt (Tafel X, Figur 41). Ich muß mich daher mit Entschiedenheit gegen die oft vertretene und auch von mir selbst lange Zeit hindurch für richtig gehaltene Auffassung aussprechen, daß der Follikel nebst seinem Inhalt durch direkte Umwandlung eines Keimzellennestes gebildet wird.

Die Eizelle gleicht nach Form des Zellleibes und Kerns durchaus einer vergrößerten Urkeimzelle oder einer Zelle des Keimzellennestes. Ausgezeichnet ist sie durch ihre bedeutendere Größe und ihr mehr trübes, körniges Protoplasma. Ob sie aus einer solitären Urkeimzelle resp. aus einer durch den Zerfall eines Nestes solitär gewordenen Nestzelle entstanden ist, oder aber dadurch, daß innerhalb eines Nestes alle Zellen in einer aufgingen, vermag ich an meinen Präparaten nicht mit absoluter Sicherheit zu entscheiden. Doch halte ich die letzterwähnte Möglichkeit für viel weniger wahrscheinlich als die erste, da ich zerfallende Zellen in den Ureiernestern niemals habe finden können. Dagegen habe ich Bilder gesehen, die man als Teilung eines großen Nestes in kleinere Komplexe und einzelne Zellen auffassen könnte. Wie dem *auch* sei: daran ist nicht zu zweifeln, daß die Eizelle aus Ur-

keimzellen oder Nestzellen, sei es durch bloße Vergrößerung solitärer Zellen, sei es auch durch Verschmelzung eines ganzen Zellkomplexes entsteht.

Auch das möchte ich mit Bestimmtheit behaupten, daß das Follikelepithel die Eizelle von einem Pole her sekundär überwuchert (Tafel X, Figur 41). Es fragt sich aber, woher stammt jene Zellwucherung?

Dass sie nicht vom Bindegewebe herstammt, geht daraus hervor, daß die Zellen in jeder Beziehung den indifferent gebliebenen, nicht in Keimzellen verwandelten Zellen des Peritonealepithels beziehentlich des Ovarialkanals entsprechen. Die spärlich im Keimwulst vorhandenen Bindegewebszellen sind erheblich kleiner als diese Zellen und zwar nach allen Richtungen hin kleiner, nicht etwa bloß mehr abgeflacht.

Auf Totalpräparaten hat es den Anschein, als ginge die Wucherung des Follikelepithels von der Wandung des Ovarialkanals aus (Tafel X, Figur 41). Auch Schnitte liefern zuweilen Bilder, die auf diese Entstehungsweise hinzudeuten scheinen (Tafel IX, Fig. 38 b). Es würde das in mancher Beziehung Analogien zum Hoden bieten, in welchem sich ja auch Wucherungen des Hodenkanals mit den Keimzellennestern in Verbindung setzen (vgl. Tafel XII, Figur 48 und Tafel X, Figur 41).

Ich kann aber nach meinen Präparaten nicht mit Sicherheit entscheiden, ob die Wucherung des Follikelepithels von der Wandung des Ovarialkanals oder von dem Epithel des Keimwulstes ausgeht, das so dicht an das des Ovarialkanals angrenzt, daß es zuweilen unmöglich ist, festzustellen, ob eine gewisse Zelle zum Keimepithel oder zum Ovarialkanal zu rechnen ist (Tafel IX, Fig. 38 a). Die Bilder sind nicht entfernt so deutlich wie beim Hoden (Tafel XII, Fig. 48, 49 b).

Übrigens ist im Grunde genommen die Differenz keine fundamentale, da das Epithel des Ovarialkanals doch nichts anderes ist, als frühzeitig nach innen gelangtes Peritonealepithel, und dauernd mit diesem selbst (Kontakt b, Tafel IV) im Zusammenhang bleibt.

Nichtsdestoweniger wäre es höchst interessant und wichtig, über alle speziellen Einzelheiten bei der Bildung der Eier und ihrer Follikelepithelien volle Klarheit zu schaffen, vollkommenere, als ich sie zu geben im Stande bin, oder sie bisher von irgend einem anderen Untersucher gegeben worden ist. Denn alle die Bedenken, die ich bei der Deutung meiner eigenen Befunde hervorgehoben habe, treffen genau ebenso die bisher veröffentlichten

Beschreibungen und Deutungen der Ei- und Follikelbildung der Wirbeltiere. Eine dahin zielende umfassendere Untersuchung, die vor allem von Anamniern auszugehen hätte, wo die Verhältnisse einfacher und klarer liegen als bei Amnioten, würden ebenso aussichtsvoll als verdienstlich sein. Ichthyophis würde vielleicht auch hierfür das allergünstigste Objekt darstellen.

Die weitere Entwickelung des Eierstocks ist recht einfach. In jedem Ovarium eilt je eine Längsreihe von Follikeln den übrigen im Wachstum weit voraus und macht nun als eine einfache Reihe von großen Eiern den voluminösesten Teil des Organs aus (Tafel X, Figur 42, 43), dem der übrige Rest der Keimdrüse scheinbar als unbedeutender Appendix anliegt (Tafel IX, Figur 40). Dieser Rest besteht aus großen Mengen von Keimzellen und spärlich eingestreuten kleinen Follikeln. Nur an wenigen Stellen findet man Keimzellennester, deren Zellkerne im Gegensatz zu den ruhenden Kernen der solitären Zellen Kernteilungsfiguren zeigen.

In den Eierstöcken älterer Larven hat der Ovarialkanal sich zu einem weiten, von abgeflachtem Epithel ausgekleideten Hohlraum ausgezogen (Tafel IX, Figur 38 a, b, 39, 40), der ohne Unterbrechung an der Keimdrüse ihrer ganzen Länge nach entlang zieht. In ihn buchten sich die reifenden Eier ein, so daß sie weit in sein Lumen hineinragen (Figur 39, 40). Die Gefäße, die sich von der Wurzel des Mesoophorons zum Fettkörper begeben, laufen auf der Ventralseite am Kanal vorüber, zwischen seiner ventralen Wand und dem dieses überziehenden Peritoneum durchtretend, nachdem sie vorher dorsalwärts Äste zum Eierstock entsandt haben.

### Müller'sche Gänge.

Der Müller'sche Gang ist im Larvenstadium bei beiden Geschlechtern noch nahezu gleich entwickelt, etwas weniger voluminös beim Männchen als beim Weibchen. Nach und nach erhält er ein ziemlich weites Lumen. Doch ist er bis jetzt noch erheblich dünner als der Vornierengang, hinter welchem er liegt, durch ein schmales Aufhängeband an der Dorsalseite der Urniere befestigt (Tafel IX, Figur 39). Ungemein deutlich tritt jetzt in der Wandung ein Muskelbelag in Gestalt von Längszügen glatter Muskelzellen auf. Ringmuskeln dagegen vermag ich zu dieser Zeit nicht wahrzunehmen.

Das Epithel des Rohres besteht aus sehr dicht aneinandergedrängten Zellen. Der größte Teil der Zelle wird von den ovalen, mit den Polen gegen das Lumen gerichteten Kernen ein-

genommen. Einen Wimperbesatz der Zellen habe ich, ausgenommen am Ostium abdominale, zu keiner Zeit beobachten können.

**5. Stadium.** Stadium der Geschlechtsreife. Tiere leben unterirdisch im Boden. Kiemenöffnung geschlossen (SARASIN, Figur 1).

Die Verhältnisse des Urogenitalsystems in diesem Endstadium sind von SPENGEL (42) in mustergültiger Weise geschildert worden, so daß ich hier in allem auf seine Arbeit verweisen kann. Auf Beschreibung feinerer histologischer Details möchte ich mich ebensowenig einlassen wie er, da zu solchen Untersuchungen, wenn sie den modernen Anforderungen genügen sollen, ad hoc konserviertes Material gehört. Mir standen zwei Männchen und zwei Weibchen zur Verfügung, die nach Eröffnung der Leibeshöhle in toto konserviert waren.

Da ferner die Veränderungen der einzelnen Organe vom Ende des Larvenstadiums bis zur völligen Geschlechtsreife im wesentlichen nur in einem Größerwerden der schon fertig entwickelten Teile beruhen, kann ich mich ganz kurz fassen. Die Reifung der Geschlechtsprodukte, Spermatozoen und Eier ist ein Thema für sich, auf dessen Behandlung hier nicht näher eingegangen werden kann.

### Exkretionssystem.

Gewöhnlich kann man Rudimente der Vornieren bei ausgebildeten Tieren etwa in der auf Figur 4 c, Tafel II dargestellten Form finden. An den Urnieren macht sich ein starkes Dickenwachstum bemerklich, da jetzt erst dorsal von der ersten Reihe von Kanälchen, die aus primären und intersegmental eingeschobenen Kanälchen zusammengesetzt ist, neue Kanälchen entstehen. Wir können also für das Wachstum der Niere entsprechend den Hauptentwickelungsetappen des Urogenitalsystems folgende Phasen herausheben.

1. Embryonen mit Kiemenknötchen ohne Fiederchen. Primäre Urnierenkanälchen in streng segmentaler Anordnung angelegt.

2. Embryonen mit Kiemfiederchen. Zwischen die primären Kanälchen schiebt sich intersegmental eine zweite Generation, die selbständig in den Vornierengang mündet.

3. Larvenstadium. Zwischen die erste und zweite Generation schiebt sich eine dritte, vierte, in unteren Abschnitten

sogar fünfte. Wahrscheinlich haben alle diese Generationen eine selbständige Mündung in den Vornierengang.

4. Landlebendes Tier. Die bisherigen Urnierenkanälchen (erster, zweiter und der folgenden Ordnungen) liegen in einer Längsreihe. Nunmehr tritt dorsal von dieser Reihe eine neue Längsreihe auf, später hinter dieser noch neue Längsreihen. Es ist möglich, daß die Kanälchen dieser Reihen in gemeinsamen Endstücken mit den Kanälen der ventralen Reihe mündet, denn man bemerkt jetzt zuweilen Gabelungen der Kanäle, nahe der Einmündungsstelle in den Vornierengang. Ein vollkommener Einblick ließ sich aber in das Organ, das jetzt aus massenhaften, vielfach durcheinandergewirrten Kanälen besteht, nicht mehr gewinnen.

Die Nebenniere ist im gleichen Verhältnis gewachsen wie die Niere und die Vena cava inferior. Im übrigen ist ihr Bau in keiner Weise gegen die im Larvenstadium geschilderten Verhältnisse geändert.

Die Geschlechtsorgane haben die uns schon in vorigen Stadien bekannt gewordene Lage. Die Eierstöcke reichen tiefer herab als der Hoden. Die Fettkörper reichen bei beiden Geschlechtern viel tiefer herab als die Keimdrüsen. Der vom Hodensekret durchflossene Abschnitt der Urniere bietet gegen die über und unter ihm liegenden Abschnitte keine Besonderheiten. Über die Lage der Teile vergleiche Spengel (42, Tafel I, Figur 1, 2).

Der Hoden zeigt den schon im vorigen Stadium ausgeprägten lappigen Bau jetzt noch viel deutlicher. Die Zahl der Ampullen in jedem Lappen hat sich gegen früher nicht sehr erheblich vermehrt (vgl. Tafel XII, Figur 49 b und 50). Dafür aber hat sich jede Ampulle kolossal vergrößert, indem sich ihre Zellen in Spermatocysten umgewandelt haben. Ob der gesamte Cysteninhalt mit seinen zweierlei Zellarten von Zellen des Keimzellennests herstammt oder nur die Ursamenzellen (Spermatogonien) vom Keimzellennest, die sogenannten Follikelzellen (Fuß- oder Stützzellen) von den Verbindungskanälen der Nester mit dem Centralkanal (Tafel XII, Figur 48, 49 b), müssen weitere Untersuchungen lehren.

In Figur 51, Tafel XII ist eine einzelne Hodenampulle mit Spermatocysten dargestellt worden. Wie man sieht, befinden sich die Elemente der verschiedenen Cysten in verschiedenen Entwickelungsstadien. Innerhalb jeder Cyste aber stehen die Elemente auf gleicher Stufe, wobei in jeder Cyste die bekannten zwei Zellarten: Ursamenzellen (Spermatogonien mit ihren Nachkommen) und zweitens die sogenannten Follikel-(Fuß- oder Stütz-)Zellen nachgewiesen

werden können. Die Bilder erinnern an diejenigen, die man auf Querschnitten von reifenden Salamanderhoden erblickt.

Die einzelnen Ampullen, die bei den Larven nur von einer dünnen, bindegewebigen Zellschicht umhüllt waren, haben jetzt eine faserige, immer noch relativ schwache Bindegewebshülle. Dagegen sind die Zwischenräume zwischen den kugligen Ampullen, da wo sich die Kugeln nicht berühren, durch stärkere Bindegewebsmassen ausgefüllt. Hier verlaufen auch die Gefäße des Hodens. Die Ampullen tangieren mit einem Punkte ihrer Kugelfläche die äußere Oberfläche des Hodens, die von einer einfachen Schicht abgeflachter Epithelzellen, dem Umwandlungsprodukt des ehemaligen Keimepithels überzogen wird. Diese Epithelschicht ruht auf einer dünnen, bindegewebigen Grundlage. Der Zwischenraum zwischen den Berührungspunkten je dreier Ampullen untereinander und ihrer Berührungspunkte mit der äußeren Begrenzungsschicht (Albuginea) des Hodens wird ebenfalls von fasrigem Bindegewebe ausgefüllt (Tafel XII, Figur 50). In dieses finden sich neben zahlreichen Gefäßen auch Keimzellen und Keimzellennester eingestreut. Höchstwahrscheinlich geht von ihnen der Ersatz verbrauchter Ampullen aus.

Die Ampullen entleeren sich durch kurze, zuweilen untereinander verbundene Ausführgänge in den Centralkanal. Die fertig ausgebildeten Spermatozoen sind von SARASIN (35, p. 237) an frischem Material untersucht und (Tafel XXIV, Figur 123, 124) abgebildet worden. Der Eierstock macht außer dem Wachstum und der Reifung der Eier keine weiteren Veränderungen mehr durch. Das reife Ei ist von SARASIN (18, p. 8—11, Tafel I) abgebildet und beschrieben worden.

Über den Bau der MÜLLER'schen Gänge bei beiden Geschlechtern vergleiche man die ausführliche und genaue Beschreibung SPENGEL's (42, p. 14—18). Außer den Ring- und Radiärmuskeln der Wandung, die SPENGEL erwähnt, existiert auch eine Längsmuskulatur. Übrigens tritt bei erwachsenen Tieren die gesamte Muskularis im Verhältnis zur Dicke der Mucosa gegen das Larvenstadium stark zurück.

# II. Vergleichender Teil.

Im beschreibenden Teil habe ich mich auf eine bloße Aufzählung der Organisationsverhältnisse des Urogenitalsystems von Ichthyophis glutinosus in den verschiedenen Entwickelungsstadien beschränkt.

Jedem, der diesen Teil gelesen hat, wird sich von selbst die Überzeugung aufgedrängt haben, daß die Entwickelung dieses Organsystems bei Ichthyophis in vielen Beziehungen bessere Einblicke in den ursprünglichen Bauplan, in das Baumaterial sowohl als in die Verhältnisse der Teile, gewährt als das, was die Entwickelung der übrigen bisher untersuchten Cranioten in dieser Hinsicht liefert.

Ich will nun den Versuch unternehmen, die Grundzüge des Baues der inneren Harn- und Geschlechtsorgane aus den Befunden bei Ichthyophis und aus der Vergleichung derselben mit den Thatsachen, welche die Entwickelung und Anatomie dieser Teile bei den übrigen Cranioten uns an die Hand giebt, auseinanderzusetzen. Trotz mancher Lücken unserer Kenntnis ist ein Einblick in den Grundplan des Baues wohl möglich. Es wird sich zeigen, daß sich alle bisher sicher beobachteten Thatsachen sehr gut vereinigen lassen, daß die Verhältnisse zwar im ausgebildeten Zustande recht kompliziert sind, das Wesen und die Entstehung der Komplikationen sich aber unschwer erkennen und in einfacher Weise auf minder komplizierte Verhältnisse zurückführen läßt. Am Schlusse wollen wir dann noch kurz das Urogenitalsystem der Cranioten mit dem von Amphioxus vergleichen und von da unsern Blick rückwärts auf die Wirbellosen richten.

## Der allgemeine Bauplan des Urogenitalsystems der Cranioten und seine Durchführung in den verschiedenen Klassen.

### 1. Vorniere und Urniere.

Bau der Vorniere. Nebenniere.

Die Vorniere ist ein Organ, dessen Bau sich in seinen wesentlichen Teilen nur in gewissen, ziemlich frühen Entwickelungsstadien der Cranioten erkennen läßt. In ausgebildeten Zuständen ist es stets mehr oder weniger rück- oder besser umgebildet. Doch wird die Art dieser Umbildung meistens falsch beurteilt.

Von allen bisher daraufhin untersuchten Cranioten gewährt Ichthyophis den vollkommensten Einblick in den eigentlichen Bau der Vorniere. Bekanntlich ist es bisher noch nicht geglückt, die Entwickelung der Myxinoiden zu verfolgen, die im ausgebildeten Zustande ein überaus stattliches Rudiment der Vorniere besitzen. Wahrscheinlich werden sie in dieser Beziehung ebenso viel und vielleicht noch mehr erkennen lassen, als Ichthyophis.

Vorläufig erscheint es gerechtfertigt und geboten, von Ichthyophis auszugehen.

An der Vorniere von Ichthyophis können wir drei Bestandteile als wesentlich für die Zusammensetzung des Organs erkennen: 1. den Vornierengang, 2. die segmentalen Querkanäle, 3. den Malpighi'schen Körper der Vorniere [1]).

Diese drei Bestandteile verhalten sich verschieden in den proximalen und distalen Abschnitten. Der Vornierengang reicht vom Anfang des Organs bis zu dessen Ende, also von der Herzgegend bis zur Kloake. Beinah gleiche Ausdehnung hat der dritte Bestandteil, nämlich der Malpighi'sche Körper. Er reicht vom Anfang des Organs als eigentlicher Malpighi'scher Körper nur etwa 10—12 Segmente weit nach hinten. Dann setzt er sich aber kontinuierlich in ein Gebilde fort, das sich eben durch diesen kontinuierlichen Zusammenhang, ferner durch seine Beziehung zu rudimentären Querkanälen und Glomeruli in seinem Anfangsteil, endlich durch seine Entstehungsweise nur als ein bloßes Umbil-

---

1) Hier sei nochmals darauf aufmerksam gemacht, dafs der Ausdruck „Malpighi'scher Körper" durchweg in dem auf p. 107 gekennzeichneten Sinne gebracht wird.

dungsprodukt des MALPIGHI'schen Körpers deuten läßt. Es ist die Nebenniere (interrenales Organ).

Die Querkanäle endlich, die vom MALPIGHI'schen Körper zum Vornierengang führen, werden allein im proximalen Teile gefunden. Bei Ichthyophis beobachtete ich 12—13 in zunächst streng segmentaler Lagerung. Die unteren werden mehr und mehr rudimentär und erreichen häufig den Vornierengang nicht mehr (Tafel I, Figur 1—3).

Nun ist durch alle neueren Beobachtungen mit Sicherheit festgestellt, daß der Vornierengang am proximalen Ende der Vorniere durch eine Vereinigung der peripheren Enden der Querkanäle entsteht, sei es unter Mitbeteiligung des Ektoderms, sei es ohne dieselbe.

Dies gilt jedoch nur, wie Ichthyophis zeigt, für den proximalen Teil. Der einmal von einigen proximalen Kanälen gebildete Längskanal wächst selbständig für sich nach unten und tritt erst sekundär mit den distalen (jüngeren) Querkanälen der Vorniere in Verbindung. Dies zeigen die Befunde bei Ichthyophis (Tafel I, Figur 1) mit großer Deutlichkeit. Die Verbindung der distalen Querkanäle der Vorniere mit dem Vornierengange kann ganz unterbleiben und unterbleibt sogar fast immer an den letzten, stark rudimentären Querkanälen (Tafel I, Figur 3).

Aus der Ausdehnung des Vornierenganges und des MALPIGHI-schen Körpers der Vorniere beziehentlich dessen Fortsetzung durch den ganzen Rumpf des Tieres, aus dem ganz allmählichen Rudimentärwerden der Querkanäle gegen die distalen Abschnitte hin, endlich aus dem Umstand, daß da, wo die Querkanäle ganz aufhören, sie durch Bildungen vertreten werden, die genetisch aus Teilen von ihnen abzuleiten sind, läßt sich der berechtigte Schluß ziehen, daß sich ursprünglich die Vorniere in voller Ausbildung von der Herz- bis zur Kloakengegend erstreckt hat [1]).

Dieser Satz folgt übrigens direkt aus der zuerst von RÜCKERT ausgesprochenen Auffassung, daß die Urnierenkanälchen wohl als eine zweite vervollkommnete Generation der Vornierenkanälchen aufzufassen seien (34, p. 273).

Diese von RÜCKERT mehr vermutungsweise geäußerte Ansicht habe ich in einer ausführlichen Mitteilung im Anatomischen An-

---

1) Hieraus ergiebt sich, dafs der Ausdruck „Kopfniere" für Vorniere unzutreffend ist, und, da er irrige Vorstellungen erweckt, am besten gänzlich vermieden wird.

zeiger (39) schärfer zu begründen versucht. Ein Beweis für dieselbe ist, wie mir scheint, im beschreibenden Teil dieser Arbeit durch das genauere Studium des Übergangsgebietes von Vorniere und Urniere (p. 100, p. 109) im zweiten und dritten Stadium erbracht.

Wiedersheim (50, p. 461) konnte bei Krokodilen und Schildkröten keine sichtbare Grenze des Überganges von Vorniere und Urniere finden. „Es war an keinem Präparate auszumachen, wo jene aufhört und diese anfängt."

Wiedersheim zieht übrigens aus seinen Befunden in der Beziehung ähnliche Folgerungen wie Rückert und ich, als er zu dem Schluß gelangt: „Wahrscheinlich erstreckte sich der Glomus und mit ihm das ganze System der Vorniere bei den Ur-Reptilien einst durch das ganze Cölom hindurch".

Es erübrigt noch, gleich hier auf den Bau des Malpighischen Körpers der Vorniere näher einzugehen.

In vollkommen ausgebildetem Zustande, wie wir ihn am vollendetsten bei nicht zu jungen Embryonen von Ichthyophis finden (Tafel I, Figur 3), stellt die Bildung einen weiten Sack dar, in den die segmentalen Querkanäle der Vorniere mittelst besonderer Trichteräste (Innentrichter) einmünden. Zwischen je zwei Trichtern haben ebenfalls segmentale Gefäßsprossen aus der Aorta sich in die dorsale Wand des Sackes eingestülpt, und treiben, indem sie ein arterielles Wandernetz (Glomerulus) bilden, jene Wand bis zur Berührung mit der ventralen Wand hin vor.

Auf diese Weise entsteht eine segmentale Kammerung des Organs, ohne daß sich jedoch die einzelnen Kammern voneinander lösen. Bis auf die mangelnde Lösung der Kammern besteht demnach eine völlige Gleichartigkeit des Baues für den Malpighischen Körper der Vorniere und die isolierten Körperchen der Urniere.

Nun ist es ungemein lehrreich, die Entstehung des Malpighi'schen Körpers der Vorniere zu verfolgen. Ursprünglich ist nämlich jener weite Sack, in den die Innentrichter münden und in den die Aortensprossen eingestülpt sind, nichts anderes als der innerste Winkel des Seitenplattencöloms und steht mit diesem in seiner ganzen Länge in offener Kommunikation.

Erst sekundär schnürt sich jener innerste Winkel der Leibeshöhle vom übrigen Cölom ab, indem das viscerale mit dem parietalen Peritoneum der Länge nach verlötet.

Diese Verlötung tritt in der ganzen Länge ein, unterbleibt aber jedesmal da, wo ein Trichter der Vornierenkanälchen in das

sich abschnürende Leibeshöhlendivertikel mündet. An diesen Stellen bleibt die Kommunikation bestehen, die Kommunikationsstelle selbst erhält Wimperung, und indem diese Stelle somit zu dem Trichter hinzugezogen wird, mündet das Vornierenkanälchen sowohl in die abgeschnürte als auch in die freie Leibeshöhle (Tafel V, Figur 17).

Später trennen sich die beiden ihrer Entstehung nach eng zusammengehörenden Trichtermündungen mehr und mehr von einander, und wir erhalten das auf Tafel III, Figur 7 dargestellte Verhalten, wo ein gemeinsamer Trichterkanal sich in zwei gesonderte Trichter spaltet: den Innentrichter, der in die abgeschnürte, den Außentrichter, der in die freie Leibeshöhle mündet.

Bei meinen jüngsten Exemplaren von Ichthyophis hatte die Abschnürung des Leibeshöhlendivertikels schon begonnen; in den proximalen Abschnitten aber kommunizieren noch beiderseits freie und abgeschnürte Leibeshöhlen durch weite Längsspalten (Tafel I, Figur 1). Später (Figur 2) werden auch diese bis auf die Öffnungen der Außentrichter verlötet.

Die Vorniere ist ein larvales Organ, das bei den meisten Wirbeltieren in keinem Entwickelungsstadium zur vollen Ausbildung gelangt. Die mangelnde Ausbildung betrifft in erster Linie die Querkanäle, die bis auf einen reduziert werden können, und deren Zahl selbst bei Ichthyophis, bei welchem bis zu 12—13 jederseits vorkommen, doch noch um ein Vielfaches davon reduziert ist, da zwingende Gründe dafür sprechen, solche Kanäle ursprünglich überall da anzunehmen, wo sich Nebenniere und Urniere findet.

Aber auch der Malpighi'sche Körper der Vorniere erlangt selten bei anderen Tieren eine so hohe Ausbildung, wie die soeben bei Ichthyophis dargestellte. Die Abschnürung des Malpighischen Körpers von der übrigen Leibeshöhle unterbleibt zuweilen ganz (Selachier, Amnioten) oder sie bleibt proximal (Krokodile, Schildkröten) oder distal (Urodelen, Anuren) unvollkommen. Eine unvollkommene Abschnürung zeigt nach Götte (15, p. 56) auch der Malpighi'sche Körper der Petromyzonten. Eine vollkommene Abschnürung scheinen, ausgenommen Ichthyophis, nur die Malpighi'schen Körper der Ganoiden (Fürbringer, 12, Balfour und Parker, 6) und Teleostier (Götte, 14, 15; Ziegler, 52) zu erfahren.

Sekundäre Abweichungen finden sich an den Malpighi'schen Körpern der meisten Vornieren, gleichviel ob sie sich vollkommen oder unvollkommen von der übrigen Leibeshöhle abschnüren, insofern als das normale Offenbleiben der Kommunikation zwischen

freier und abgeschnürter Leibeshöhle an der Einmündungsstelle der Vornierentrichter (Tafel V, Figur 17) unterbleibt. Wie wir sahen, führte dieses Offenbleiben zu einer Teilung der Trichtermündungen in Außen- und Innentrichter (Tafel III, Figur 7).

An den MALPIGHI'schen Körpern der meisten Wirbeltiervornieren unterbleibt die Ausbildung der Außentrichter, so bei Teleostiern, Urodelen [1]), Anuren. Nach BALFOUR und PARKER (6) besitzt die Vorniere von Lepidosteus einen Innen- sowie auch einen Aussentrichter. WIEDERSHEIM (49, 50) hat an den proximal offenbleibenden MALPIGHI'schen der Krokodile und Schildkröten Bildungen beschrieben, die er als primäre und sekundäre Trichter bezeichnet.

Die „sekundären" Trichter, die offenbar unseren Innentrichtern entsprechen, sieht er für später erworbene Bildungen an (50, p. 429). Beide Trichterarten zusammen scheinen sich bei Krokodilen nur in einem kleinen mittleren Abschnitt der Vorniere zu finden (50, p. 429). Ob sie dort bei jenen Reptilien aus einer Teilung desselben Querkanals der Vorniere hervorgehen, wird nicht angegeben; ich halte es für sehr wahrscheinlich.

Teilungen der Trichter fand ich ferner ab und zu bei Petromyzonten, wo freilich nur ein unvollkommener Abschluß des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere stattfindet. Ich verweise hier auf meine Mitteilung im Anatomischen Anzeiger, wo die Verhältnisse der Vorniere bei verschiedenen Vertebraten durch Abbildungen illustriert sind (39, Figur 1—4, Figur 7). Von einer Reproduktion dieser Bilder in vorliegender Arbeit habe ich Abstand genommen.

Bei Ichthyophis selbst beginnt, wie im beschreibenden Teil auseinandergesetzt, auch schon eine Rückbildung der einen oder der anderen Trichterart sich bemerklich zu machen. In den obersten Segmenten fehlen häufig die Innentrichter, in den untersten die Außentrichter. Die vollkommenste Ausbildung und prächtige Entfaltung beider Trichtermündungen pflegen die mittleren 6—8 Segmente der Vorniere zu besitzen (Tafel I).

Daß die Ausbildung beider Trichterarten als Mündung je eines Querkanals das ursprüngliche, der Mangel der Außentrichter (oder auch Innentrichter) eine sekundäre Rückbildung ist, kann

1) Ich habe übrigens zuweilen auch an der Vorniere von Salamandra maculata Aufsentrichter gefunden. Ein Exemplar von Salamandra besafs rechterseits drei statt zwei Innentrichter. Dieselbe Vermehrung der Zahl der Innentrichter beiderseits fand MOLLIER (29) bei einem Exemplar von Triton alpestris.

nach den Befunden bei Ichthyophis keinem Zweifel unterliegen. Wie wir später sehen werden, zeigen sich auch die Außentrichter der MALPIGHI'schen Körper der Urniere bei vielen Wirbeltieren in ähnlicher Weise sekundär rückgebildet.

Zusammenfassend kann man für das Verhalten der Vorniere der Leibeshöhle gegenüber zwei Hauptetappen der Entwickelung konstatieren, die zweifelsohne auch zwei phylogenetisch aufeinander folgenden Zuständen entsprechen.

1. Die Querkanäle der Vorniere münden direct durch einen Trichter in den innersten Winkel der unsegmentirten Leibeshöhle. Jeder Trichtermündung gegenüber hat sich ein Glomerulus aus der Aorta in die Leibeshöhle ausgestülpt und ragt frei in diese (Tafel XIV, Figur 55).

2. Jener innerste Winkel der Leibeshöhle, in den die Trichter der Vorniere münden, hat sich der Länge nach von der übrigen Leibeshöhle abgeschnürt. Das abgeschnürte Divertikel mitsamt seinen Glomeruli bezeichnen wir als MALPIGHI'schen Körper der Vorniere. Nur da, wo die Trichter einmünden, ist der Verschluss unterblieben, indem sich eine offene, wimpernde Kommunikation zwischen freier Leibeshöhle und Trichtermündung erhalten hat (Tafel XIV, Figur 56). Diese Kommunikation stellt sich in späteren Stadien als ein besonderer Trichter (Außentrichter) dar, der nicht mehr direkt von der offenen in die abgeschnürte Leibeshöhle führt, sondern von der offenen Leibeshöhle in den Innentrichter (Tafel III, Figur 7).

Die Vorniere der verschiedenen Wirbeltiere finden wir in allen möglichen Stadien einer mangelnden Ausbildung (fehlender oder unvollkommener Abschluss des MALPIGHI'schen Körpers), oder der Rückbildung (Wegfall der Außentrichter).

Die vollkommenere oder unvollkommenere Ausbildung der Vorniere in den verschiedenen Wirbeltierklassen zeigt keine erkennbare Beziehung zu ihrer Stellung im System. Das Hauptmoment hierfür scheint in physiologischen Verhältnissen (raschere oder langsamere Entwickelung) zu suchen zu sein. Die vollkommenste, bisher beschriebene Vorniere besitzt Ichthyophis glutinosus.

Im allgemeinen wird dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere ein grosses zusammenhängendes Gefäßknäuel ein „Glomus" und nicht eine segmentale Reihe getrennter Glomeruli zugeschrieben. Höchst wahrscheinlich handelt es sich hier in den meisten Fällen *um eine* Täuschung. Ichthyophis besitzt jedenfalls getrennte Glo-

meruli in durchaus deutlicher Ausprägung (Tafel I); es kommt aber auf eine glückliche Schnittrichtung an, um sie auf Längsschnitten zu erkennen. Auf Querschnitten ist ihre Trennung in älteren Stadien ungemein schwer wahrzunehmen, und wurde ich selbst anfangs irre geführt.

Getrennte Glomeruli der Vorniere sind ferner bei Vögeln (Huhn und Ente) von SEDGWICK (37, p. 372) beschrieben worden.

WIEDERSHEIM (50, p. 441) bestreitet bei Krokodilen und Schildkröten ausdrücklich die Existenz getrennter Glomeruli der Vorniere und betont die Einheitlichkeit des Gebildes mit grossem Nachdruck. Auch illustriert er seine Behauptung durch Flächenschnitte (Figur 17—19). Vielleicht befand sich das Gebilde, als er es untersuchte, schon in beginnender Rückbildung, und war der Einblick in seine wahre Natur dadurch erschwert, vielleicht war auch die gewählte Schnittrichtung keine günstige. Eine prinzipielle Differenz in dieser Beziehung zwischen jenen Reptilien einerseits, Cöcilien und Vögeln andrerseits, scheint mir nicht sehr wahrscheinlich zu sein.

Durch das Einwachsen der getrennten, zunächst streng segmentalen Glomeruli erhält jenes an und für sich unsegmentirte Leibeshöhlendivertikel secundär eine segmentale Kammerung, die besonders gut bei Ichthyophis ausgeprägt ist, wo die dorsale Wand des Divertikels durch den einwachsenden Glomerulus gegen die ventrale Wand bis zur gegenseitigen Berührung nach vorn getrieben wird (Tafel I). Zu einem Zerfall in segmentale gänzlich getrennte Körperchen kommt es aber nicht, vielmehr bleibt die Einheitlichkeit der Bildung an der Vorniere dauernd erhalten.

Distalwärts und zwar von der Gegend an, wo die Querkanäle der Vorniere rudimentär werden, beginnt die Umbildung des MALPIGHI'schen Körpers in Nebenniere (interrenales Organ). Auch die Glomeruli werden rudimentär (Tafel I, Fig. 3) und verschwinden nach unten gänzlich. Erhalten bleibt nur die Fortsetzung des Leibeshöhlendivertikels (innerster Winkel des Coeloms rechts und links), dessen Blätter sich aber dicht aneinanderlegen und durch Epithelwucherung die Nebennierenballen erzeugen. Später, wenn sich die Kanäle der Vorniere auch in ihrem proximalen Abschnitt rückbilden, schreitet die Umbildung des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere auch dorthin fort. Die Glomeruli bilden sich zurück, das Lumen des Divertikels verschwindet, und die Epithelwandungen produzieren Nebennierenballen (Tafel VI, Figur 20).

Aus den Untersuchungen von JANOSIK (20) bei Säugetieren und besonders von WELDON (46) bei Selachiern und Reptilien scheint mir mit Sicherheit hervorzugehen, daß bei diesen Tieren das interrenale Organ sich ganz ebenso bildet, als bei Cöcilien. Beide Untersucher sahen die Abschnürung vom Peritonealepithel, und WELDON bemerkte auch den Zusammenhang mit den MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere.

Ein klarer Einblick in die morphologische Bedeutung des Organs war aber bisher noch nicht gewonnen. MIHALKOVICS (27), der die Nebenniere ebenfalls direct vom Coelomepithel ableitet, betrachtet sie als einen abgetrennten Teil der geschlechtlich indifferenten, also auf einem niedrigen Stadium der Entwickelung stehenden Geschlechtsdrüse.

WELDON kommt in einem Teile seiner Deutungen der Wahrheit viel näher. Er bezeichnet die in eigentümlicher Weise sich rückbildende Vorniere der Myxinoiden als Nebenniere (45). Die Nebenniere der Gnathostomen faßt er dagegen als ein in analoger Weise entstandenes Rückbildungsprodukt eines Teils der Urniere auf (46). In diesem Punkte befindet er sich im Irrtum. Jedenfalls ist nicht zu verkennen, daß der von ihm eingeschlagene Weg der richtige war.

WELDON wurde durch die Beobachtung, daß die Nebennieren mit den Kapseln der MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere in gewissen Entwickelungsstadien zusammenhängen, zu dem sehr naheliegenden, aber, wie wir gesehen haben, nicht zutreffenden Schluß geführt, die Nebenniere der höheren Wirbeltiere für einen in Rückbildung begriffenen Teil der Urniere zu halten. Jene Beobachtung selbst ist, wie ich oben gezeigt habe, richtig, ebenso wie diejenige, daß die Verbindung zwischen Kapsel und Nebenniere von derselben Stelle ausgeht, von welcher ein zweiter Strang von dem Körperchen zur Keimdrüse zieht. Die Bedeutung dieser beiden Verbindungen will ich im Abschnitt über die Urogenitalverbindung auseinandersetzen.

## Bau der Urniere.

Dieselben drei Bestandteile wie an der Vorniere können wir auch an der Urniere unterscheiden: 1. den Ausführgang, 2. die segmentalen Querkanäle, 3. ein Äquivalent des MALPIGHI'schen Körpers, das sich hier als eine Reihe segmentaler, gänzlich von einander getrennter Körperchen darstellt. Alle drei Bestandteile zeigen mit den entsprechenden Bildungen der Vorniere so große

Übereinstimmungen, daß man, da die Vorniere im allgemeinen mehr in den proximalen, die Urniere in den distalen Rumpfsegmenten zur Ausbildung gelangt, auf den Gedanken gekommen ist, die Urniere einfach für die distale Fortsetzung der Vorniere zu halten. Diese Auffassung wird aber ohne weiteres durch die Thatsache widerlegt, daß zwei der Urnierenbestandteile zwar gleichgebaut aber keineswegs identisch mit den gleichen Bildungen der Vorniere sind.

Denn es kommen bei manchen Tieren (Ichthyophis) in denselben Segmenten zusammen Querkanäle und MALPIGHIsche Körper der Vorniere und der Urniere vor (Tafel V, Figur 16, Tafel VI, Figur 22, Tafel VIII, Figur 27). Etwas Analoges hat RÜCKERT (34) bei Selachiern beobachtet. Dort entstehen nämlich in gewissen Segmenten, in denen sich in früheren Stadien Vornierenkanälchen angelegt, später aber wieder zurückgebildet hatten, nachträglich noch Urnierenkanälchen. Ist allerdings dieser Entwickelungsvorgang kein ebenso augenfälliger Beweis für die Nichtidentität der Vorniere und Urniere, da durch ihn das Vorkommen besonderer Vor- und Urnierenbildungen in demselben Segment nicht in einem Bilde vor Augen geführt werden kann, wie bei Ichthyophis, so kommt die Sache doch im Grunde auf dasselbe hinaus.

Identisch ist für beide Bildungen nur der Ausführgang. Die Entwickelungsgeschichte lehrt, daß die Vorniere die ältere, früher auftretende Bildung, die Urniere die jüngere später entstehende auch in jenen Segmenten ist, wo beide gemeinsam auftreten. Ferner steht fest, daß wenigstens der proximale Teil des Ausführganges unter direkter Beteiligung der peripheren Enden der Vornierenkanälchen entsteht, während er allerdings distalwärts selbständig fortwächst und den in gleicher Höhe liegenden Querkanälchen der Vorniere im Wachstum vorauseilt. Es kann mithin keinem Zweifel unterliegen, daß der Ausführgang in erster Linie der Vorniere zuzurechnen ist. Die Beziehung der Urniere zu ihm ist, wie deren ganzes Auftreten, ein secundäres. Wir bezeichnen also den Gang in seiner ganzen Länge als Vornierengang, gleichviel ob nur Vornierenkanälchen, oder Vor- und Urnierenkanälchen zusammen, oder endlich distalwärts, wo die Vornierenkanälchen mehr und mehr verschwinden, nur Urnierenkanälchen in ihn einmünden.

Die Querkanäle der Urniere unterscheiden sich in keinem wesentlichen Punkte von denen der Vorniere. Daß sie entwicke-

lungsgeschichtlich erst secundär den Ausführgang erreichen, haben sie mit den mehr distalwärts gelegenen Vornierenkanälchen gemeinsam.

In ausgeprägt segmentaler Anordnung, in völliger Übereinstimmung mit den Körpersegmenten treten die Urnierenkanälchen auf bei Cyclostomen, Selachiern, Ganoiden, Teleostiern und Coecilien. Dagegen zeigen die Urnierenanlagen der Urodelen, Anuren und Amnioten schon in sehr frühen Stadien eine dysmetamere Anordnung.

Diese Dysmetamerie ist meiner Ansicht nach als eine secundäre aufzufassen. Bei Ichthyophis können wir sie sozusagen in statu nascendi beobachten, denn dort findet allerdings die erste Anlage der Urnierenkanälchen in strenger Konkordanz mit den Ursegmenten und zwar so statt, daß jedesmal ein Teil eines Ursegments (Nephrotom) zur Anlage des primären Urnierenkanälchens wird. Schon ausserordentlich früh schieben sich zwischen jene primären, streng segmentalen Kanalanlagen neue ein, die durch eine Art Knospung aus den primären entstehen.

Wir haben dann schon in relativ sehr frühen Stadien (Taf. I, Fig. 3) in jedem Segment nicht mehr ein, sondern zwei hintereinanderliegende Urnierenkanälchen. Bald schieben sich noch weitere Generationen ein, so daß wir dann in jedem Segment vier, fünf und mehr in einer Reihe hintereinander liegende Urnierenkanälchen finden. Erst später treten dorsal von der ersten Reihe neue Generationen auf.

Nun ist dies Verhalten bei den übrigen Amphibien (Urodelen und Anuren) und bei den Amnioten in der Weise abgeändert, daß bei ihnen die sekundäre Einschiebung der zweiten, dritten etc. Generation ontogenetisch relativ früher eintritt, als bei den Coecilien. Aus den Untersuchungen von Sedgwick bei Vögeln (38) und Hoffmann bei Reptilien (18) geht hervor, daß auch bei diesen Amnioten die allererste Anlage der Urnierenkanälchen eine metamere ist.

Wie ich glaube, ist man daher nicht berechtigt, die ganze ventrale Längsreihe der dysmetameren Urnieren als „primäre" Urnierenkanälchen zu bezeichnen. Der Umstand, daß die Malpighi'schen Körperchen sämtlicher dieser Kanälchen bei den Urodelen mit dem Hodennetz zusammenhängen, nicht wie bei den Coecilien nur je eines in jedem Segment, nämlich das primäre, ist nicht so befremdlich, wenn man bedenkt, daß ja die sekundär eingeschalteten Kanälchen auch bei Ichthyophis direkt aus den

primären hervorgehen. Wir können daher wohl annehmen, daß bei der Reduktion, die der vom Keimdrüsensekret durchflossene Teil der Urniere bei den höheren Vertebraten erfuhr, innerhalb jedes Segments der „Geschlechtsniere" auch die Tochtergenerationen eine Funktion mitübernehmen mußten, die ursprünglich auf die Muttergeneration, die primären Urnierenkanälchen, beschränkt war. Eine noch weitergehende Beteiligung der jüngeren Generationen der Urnierenkanälchen und MALPIGHI'schen Körperchen bei der Ausleitung des Spermas finden wir bei Ganoiden (SEMON [1])). Bei den Anuren erfolgt, wie bei den Coecilien, der Abfluß des Keimdrüsensekrets allein durch die primären Urnierenkanälchen.

Bietet mithin die Vergleichung der Querkanäle der Urniere mit denen der Vorniere in keiner Weise eine Schwierigkeit, so dürfte vielleicht auf den ersten Blick der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere als eine Bildung erscheinen, die sich kaum mit den ähnlich genannten Körperchen der Urniere vergleichen ließe.

Man hat sich gewöhnt, das MALPIGHI'sche Körperchen der Urniere als eine blasenartig aufgetriebene Kanalstrecke eines Urnierenkanälchens aufzufassen, in die ein Gefäßknäuel angestülpt ist. Dabei dachte man sich das Kanälchen entweder mit einem Trichter in die Leibeshöhle mündend (Selachier, Amphibien) oder blind geschlossen (übrige Cranioten).

Wäre diese Auffassung des MALPIGHI'schen Körperchens richtig, wäre mit einem Wort wirklich das Gefäßknäuel in die Wandung des Kanälchens eingestülpt, so würde ein Vergleich mit dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere unmöglich sein, da dieses ganz unverkennbar ein Leibeshöhlendivertikel ist, das sich dem Kanälchen durch Vermittlung von dessen Trichter erst sekundär angegliedert hat.

An dieser Auffassung des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere ist nicht zu rütteln. Es bleibt also nur die Alternative, daß entweder die landläufige Auffassung vom MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere falsch, oder diese Bildung mit dem gleichbenannten Körper der Vorniere nicht zu vergleichen sei.

GÖTTE (14, p. 824) und FÜRBRINGER (12, p. 48, 59, 87) haben zuerst die abgeschnürte Leibeshöhle nebst ihrem, wie man damals annahm, einheitlichen Glomerulus oder Glomus mit einem primitiven MALPIGHI'schen Körperchen verglichen und den Leibeshöhlensack als primitiven Harnsack, primitive BOWMAN'sche Kapsel be-

1) R. SEMON, Notizen über den Zusammenhang der Harn- und Geschlechtsorgane bei den Ganoiden. Morphologisches Jahrbuch 1891.

zeichnet. Da damals nur Vornieren bekannt waren, die bloß Innentrichter aber keine Außentrichter besitzen, so war es nicht möglich, den Vergleich dieser Bildungen mit einem vollausgebildeten MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere, das bekanntlich durch einen freien Trichter mit der Leibeshöhle kommuniziert, durchzuführen. Daß solche vollausgebildeten MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere bei allen Cranioten den Ausgangspunkt gebildet haben, lehrt die Ontogenie, besonders augenfällig bei Ganoiden, wo ein deutlicher offener Trichter sich anfangs anlegt, sich aber sekundär rückbildet.

Ziehen wir nun aber die Vorniere von Ichthyophis zum Vergleich herbei, so ist jede Schwierigkeit beseitigt.

Bis in die feineren Details entspricht der MALPIGHI'sche Körper der Ichthyophisvorniere den vollausgebildeten Urnierenkörperchen der Selachier und Amphibien. Es genügt eigentlich schon auf Tafel I, Figur 3, auf Tafel III, Figur 7 und 8 c hinzuweisen, um das zu beweisen. Die Übereinstimmung erstreckt sich auf alle Bestandteile der Körper in annähernd gleicher Weise. Sehr in die Augen springend ist auch die Ähnlichkeit in der Verbindung von Außen- und Innentrichter zum Trichterkanal (Figur 7 und 8 c, Tafel III).

Auch besitzen beide Bildungen einen deutlich ausgeprägten segmentalen Bau. In dieser Beziehung aber herrscht doch zwischen beiden ein Unterschied, der einzige einigermaßen wesentliche; denn während die Körperchen der Urniere eine Reihe völlig getrennter, segmentaler Bläschen darstellen, ist die Einheitlichkeit der Bildung an der Vorniere noch erhalten. Segmental ist auch am MALPIGHIschen Körper der Vorniere die Einmündung der Innentrichter geordnet, segmental sind die Einstülpungen der Glomeruli in die dorsale Wand des Leibeshöhlensackes, ja dieser Sack kann dadurch, daß die Glomeruluseinstülpung die dorsale Wand von Strecke zu Strecke bis gegen die ventrale vortreibt, eine Art von segmentaler Kammerung erhalten (Ichthyophis). Aber selbst dann bleibt der Sack, der als Divertikel der unsegmentierten Leibeshöhle erst sekundär zu einer Teilnahme an der Segmentation gezwungen wird, immer noch eine einheitliche Bildung.

Der Schritt von jener segmentalen Kammerung bis zu gänzlichem Zerfall in getrennte segmentale Teilstücke ist indessen nur ein kleiner, und der ganze Unterschied zwischen MALPIGHI'schem Körper der Vorniere und den isolierten Körperchen der Urniere ohne prinzipielle Bedeutung (Tafel XIV, Figur 61).

Die Vergleichbarkeit der beiderlei Bildungen ist demnach unbe-

dingt zu bejahen, zumal sich auch die etwas verschiedenartige Entstehung, wie unten gezeigt werden soll, leicht die eine aus der anderen ableiten läßt.

Wir sind genötigt, das Malpighi'sche Körperchen der Urniere nicht mehr, wie bisher geschehen ist, als eine blasenartig aufgetriebene Kanalstrecke des Urnierenkanälchens aufzufassen, in die ein Glomerulus eingestülpt ist, sondern als ein abgeschnürtes Leibeshöhlendivertikel, in welches ein Urnierentrichter (Innentrichter) einmündet, und in das ein Gefäßknäuel hineinragt.

Lageverhältnisse der Vorniere und Urniere.

In den vorigen Abschnitten wurden die einzelnen Bestandteile der Vorniere und Urniere einer Betrachtung unterzogen und dargethan, daß der Vornierengang ein beiden Bildungen gemeinsamer Bestandteil, Querkanäle und Malpighi'sche Körper dagegen nicht identische, aber sehr wohl vergleichbare und voneinander ableitbare Teile seien.

Um jedoch die Art dieser Ableitbarkeit zu verstehen, ist es notwendig, die gegenseitigen Lagebeziehungen dieser Teile schärfer zu präzisieren.

Gehen wir die Wirbeltierreihe durch und vergleichen die Lage der Vorniere und Urniere zu einander, so ist der erste Eindruck, den wir bei oberflächlicherer Betrachtung erhalten, der, daß die Vorniere proximalwärts von der Urniere liegt; häufig liegt zwischen beiden Bildungen eine Region, die gar keine Exkretionskanälchen enthält. Eine solche Trennung ist aber keineswegs die Regel. Bei Selachiern, Coecilien, Reptilien kommen, wie schon oben erwähnt wurde, in denselben Segmenten zusammen Querkanäle der Vorniere und der Urniere vor. Bei Reptilien soll in den Stadien, die Wiedersheim (50) untersucht hat, eine scharfe Grenzbestimmung zwischen Vorniere und Urniere unmöglich sein. (Vgl. auch Verhandl. d. X. Internat. Med. Kongr. Berlin, Abt. I, Anatomie, p. 136).

Bei Ichthyophis dagegen gelingt es überall in den Segmenten, die gleichzeitig Vorniere und Urniere enthalten, beide Bildungen auf das schärfste voneinander zu unterscheiden (vgl. Tafel I, II, IV bis VIII).

Was die Lageverhältnisse in solchen Segmenten anlangt, so

liegt die Urniere ursprünglich immer dorsal von der Vorniere (Tafel II, Figur 4, Tafel V, Figur 16, Tafel VI, Figur 22). Die dorsale Lage wird sekundär häufig zu einer mehr lateralen (Tafel VIII, Figur 27).

Nach unten zu wird die Vorniere mehr und mehr umgebildet, die Querkanäle verschwinden, der MALPIGHI'sche Körper wandelt sich in Nebenniere um. Letzteres Umbildungsprodukt der Vorniere bewahrt dauernd dieselben Lagebeziehungen zur Urniere, die der normal ausgebildete MALPIGHI'sche Körper der Vorniere besessen hat; es liegt ausgesprochen ventral und durch sekundäre Lageverschiebung medial von der Urniere.

Ehe wir aus den gegenseitigen Lagebeziehungen von Vorniere und Urniere weitere Schlüsse auf das genetische Verhältnis ziehen, in dem beide Organe zu einander stehen, wollen wir noch kurz die Ontogenie beider Bildungen ins Auge fassen.

### Entwickelung der Vorniere und der Urniere aus den Ursegmenten.

Alle neueren Untersuchungen weisen darauf hin, daß der Vornierengang durch Verwachsung der peripheren (von der Leibeshöhle entfernten) Enden der Vornierenkanäle entsteht.

Es scheinen sich nur die am meisten proximalwärts gelegenen Vornierenkanälchen hierbei zu beteiligen; der einmal gebildete Längskanal wächst dann selbständig nach unten weiter und die mehr distal gelegenen Vornierenkanälchen treten erst sekundär mit ihm in Verbindung. Dasselbe gilt für sämtliche, noch später entstehende Urnierenkanälchen. Die Beteiligung des Ektoderms bei der Bildung des Vornierenganges interessiert uns in diesem Augenblicke, wo es uns hauptsächlich auf das gegenseitige Verhältnis von Vorniere und Urniere ankommt, nicht.

Die Querkanälchen der Vorniere wie der Urniere entstehen aus Teilen der Ursegmente, und zwar aus den ventralen Teilen derselben. Ich halte es für zweckmäßig, den ganzen ventralen Somitenabschnitt, sowohl soweit er Vorniere, als auch soweit er Urniere hervorbringt, nach RÜCKERT als Nephrotom zu bezeichnen und diese, wie wir sehen werden, eng zusammenhängenden Teile nicht, wie VAN WIJHE es thut, zu trennen und mit besonderen Namen (Mesomer, Hypomer) zu belegen.

Wir können also sagen: An jedem Ursegment lassen sich zwei Hauptteile unterscheiden, die sich später ganz voneinander *trennen;* das dorsale Myotom und das ventrale Nephrotom. Aus

der medialen Wand des Ursegments endlich geht durch Wucherung das Sklerotom hervor.

Aus dem ventralen Abschnitt des Nephrotoms bildet sich das Vornierenkanälchen; aus dem dorsalen das Urnierenkanälchen. Dabei scheint es mir von keiner Bedeutung zu sein, daß sich ontogenetisch die Sache so darstellt, als bilde sich das Vornierenkanälchen aus einer „Ausstülpung" des Nephrotoms, das Urnierenkanälchen aber direkt aus der Nephrotomhöhle. Die Hauptsache ist und bleibt, dass sich beide Bildungen aus unmittelbar hintereinander liegenden Abschnitten der ventralen Somitenhöhle bilden. Jene sogenannte Ausstülpung ist meiner Ansicht nach bloß als eine frühzeitige Aufblähung und Abgliederung des Teils des Nephrotoms, das sich zur Vornierenanlage umbildet, aufzufassen. Auch ist zu berücksichtigen, daß jene Ausstülpung wenigstens in den proximalen Abschnitten an der Bildung des Vornierenganges mitbeteiligt ist.

Wir dürfen nicht vergessen, daß die Vornierenbildung zeitlich immer der Urnierenbildung bedeutend voranschreitet. Stets bilden sich die Vornierenanlagen, bevor sich die Ursegmente von den Seitenplatten abgeschnürt haben; aus dem segmentalen Zusammenhange beider Bildungen wird der Peritonealtrichter der Vorniere.

Die primären Urnierenkanälchen werden als solche erst nach den Vornierenkanälchen kenntlich. Sie entsprechen einer zweiten Folge von Abgliederungen und zwar sind es jetzt unmittelbar dahinter gelegene, mehr dorsale Teilstücke, die sich vom Ursegment als ganzem ablösen. Was vom Somiten noch weiter dorsalwärts übrig bleibt, bezeichnen wir als Myotom; dieses verliert später sein Lumen. Nun ist die Abgliederung der zweiten Folge von Teilstücken, der primären Urnierenkanälchen, zeitlich in den verschiedenen Tiergruppen insofern verschieden, als sie bei manchen (Elasmobranchier) erfolgt, noch ehe das Ursegment sich von den Seitenplatten abgeschnürt hat. Bei anderen (Coecilien, Reptilien, Vögel) erfolgt sie dagegen erst nach jener Abschnürung (vgl. Tafel IV). Wo sie vorher erfolgt, wie bei den Haifischen, da ist denn auch der Urnierentrichter nichts anderes als die an einer Stelle stehen gebliebene Kommunikation zwischen Ursegmenthöhle und Seitenplattencölom. Doch kommt es auch bei Selachiern vor, daß beide Hohlräume nicht miteinander kommunizieren, sondern sich nur die beiden Epithellamellen des Ursegments kontinuierlich in die Seitenplatten fortsetzen (Ziegler 54, p. 383). Bei Coecilien findet scheinbar zunächst eine vollkommene Ab-

schnürung der Ursegmente von den Seitenplatten statt. Wie ich aber (p. 9) gezeigt habe, erhält sich auch bei ihnen segmental ein dauernder Kontakt, und ein Teil dieses Kontakts (Kontakt b) wird zum Peritonealtrichter. Wahrscheinlich war an jener Kontaktstelle die Kommunikation nie ganz aufgegeben, sondern nur außerordentlich verengert.

Auf Tafel XIV habe ich nach den Befunden bei Ichthyophis und anderen Amphibien eine schematische Darstellung der Nierenentstehung aus den Ursegmenten gegeben, in der Absicht, die sehr instruktiven Schemata van Wijhe's (51, Tafel XXXII) zur Darstellung der gegenseitigen Beziehungen von Vorniere und Urniere zu einander, der Entstehung der Malpighi'schen Körper, die Lagebeziehungen der Geschlechtsorgane zu letzteren etc. zu erweitern.

Figur 55 stellt einen Schnitt durch ein Körpersegment dar, in welchem nur Vorniere zur Entwickelung kommt. Figur 56 zeigt dasselbe Segment auf einem älteren Stadium, auf welchem sich dem Vornierenkanälchen ein Divertikel der unsegmentierten Leibeshöhle als Malpighi'scher Körper angegliedert hat. Dieses Divertikel kommuniziert aber dauernd durch den Außentrichter mit der offenen Leibeshöhle.

Figur 57 stellt einen Schnitt durch ein tiefer gelegenes Segment dar, in welchem sich aus dem dorsal gelegenen Nephrotomabschnitt ein zweites Kanälchen, das Urnierenkanälchen entwickelt hat. Wir haben also in diesem Segment 2 hintereinander gelegene, aus dem Nephrotom durch successive Abspaltung hervorgegangene Kanäle: das Vornierenkanälchen und das Urnierenkanälchen; beide münden mit ihren peripheren Enden in den Vornierengang ein, beide mit ihrem entgegengesetzten Ende in die unsegmentierte Leibeshöhle und zwar in ein Divertikel derselben. Dieses Divertikel hat sich, entsprechend der Einmündung der beiden Kanälchen, in zwei hintereinander gelegene Abschnitte geteilt.

Figur 58 zeigt die Abschnürung des Divertikels von der übrigen unsegmentirten Leibeshöhle, die überall in der ganzen Länge mit Ausnahme je einer in jedem Segment offenbleibenden Stelle erfolgt. Jene offenbleibende Stelle stellt die Anlage des Außentrichters dar (vgl. auch Tafel V, Figur 17).

Auch das Leibeshöhlendivertikel hatte sich der Länge nach geteilt (Figur 57). Wenn nun seine Einschnürung von der übrigen Leibeshöhle erfolgt, erhalten sich nicht nur an dem ventralen, *sondern auch* an dem dorsalen Teilstück segmentale Kommuni-

kationen mit der übrigen Leibeshöhle. Die Peritonealkommunikationen des ventralen und des zugehörigen dorsalen Teilstücks des Malpighi'schen Körpers können nicht nebeneinander, sondern müssen hintereinander liegen, eine Notwendigkeit, die man sich durch Betrachtung von Figur 58 leicht klar machen kann. Beide Kommunikationen sind ohne Zweifel ebenso aus der Teilung einer ursprünglichen einfachen Kommunikation entstanden, wie die zugehörigen Divertikel und die in dieselben mündenden Querkanäle.

Sekundär werden später die dorsalen Leibeshöhlendivertikel nebst ihren Leibeshöhlenkommunikationen (Außentrichtern) gegen die ventralen nach außen verschoben (Tafel VIII, Fig. 27), und werden letztere in den unteren Abschnitten, wo ihre Querkanäle mehr und mehr rudimentär werden, und die Umbildung in Nebenniere erfolgt, völlig zwischen die ursprünglich dahinter gelegenen Teile eingekeilt (Tafel II, Figur 4).

Bemerkenswert ist noch, daß die ventralen Divertikel durch segmental einwachsende Glomeruli zwar segmental gekammert werden, aber doch ihre Einheitlichkeit behalten, die dorsalen Divertikel aber in eine Reihe isolierter segmentaler Teilstücke zerfallen. Dieselben kommunizieren noch, wie die Existenz der Nebennierenstränge beweist, von Segment zu Segment mit dem ungeteilten ventralen Divertikel (Tafel XIV, Figur 61 c).

Die vorstehende Darstellung und die auf Tafel XIV vorgeführten Schemata sind nichts als eine Zusammenfassung der Thatsachen, die bei der Entwickelung der Vorniere, Urniere und Nebenniere der Cranioten ermittelt worden sind. Nur ein Punkt bedarf noch näherer Erläuterung.

Während es unzweifelhaft feststeht, daß der Malpighi'sche Körper der Vorniere aus der unsegmentierten Leibeshöhle hervorgeht und sich auch ontogenetisch genau entsprechend der obenstehenden Darstellung bildet, könnte es den Anschein haben, daß das, was wir als dorsal abgegliederte Teile dieses Körpers aufgefaßt haben, die segmentalen Malpighi'schen Körperchen der Urniere, nicht auf demselben Wege, sondern als Teile der Nephrotome also der Ursegmente entstehen.

In der That entstehen sie in der Uebergangszone der segmentierten in die unsegmentierte Leibeshöhle (vgl. Tafel IV, Tafel V, Figur 13, 14). Wenn man ihnen ontogenetisch ihre eigentlich nachträgliche Segmentation nicht mehr ansehen kann, so bietet doch ihre Ontogenie durchaus keinen Widerspruch gegen

eine Auffassung ihres Wesens, die durch vergleichende Erwägungen, ihre Übereinstimmung mit dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere, ihre Lagebeziehung und ihre Verbindung mit demselben sichergestellt ist.

Zusammenfassend können wir sagen: der Bau der Vorniere und Urniere im ganzen und den einzelnen Teilen, die Lagebeziehungen beider zu einander, die Art ihrer Entstehung aus den Ursegmenten und die zeitliche Aufeinanderfolge dieser Entstehung liefern einen geschlossenen Beweis für die Richtigkeit der RÜCKERT-schen Auffassung der Urnierenkanälchen „als einer zweiten vervollkommneten Generation der Vornierenkanälchen, welche in dem ausführenden Teil der ersten Generation einen fertigen Exkretionskanal vorfanden."

Diese zweite Generation entsteht dorsal von der ersten, ganz ähnlich, wie sich später auch von den Urnierenkanälchen neue dorsale Generationen abspalten. Jene neue Generation entwickelt sich vornehmlich von den distalen Teilen der Vorniere aus, ganz ähnlich wie auch später an der Urniere selbst wieder die distalen Abschnitte vor den proximalen durch stärkeres Wachstum, besonders durch stärkeres Dickenwachstum ausgezeichnet sind.

Im Bereich des Auftretens der zweiten Generation (Urniere) also distal, werden die Querkanäle der ersten Generation allmählich rudimentär und der MALPIGHI'sche Körper bildet sich in Nebenniere um. Wahrscheinlich ist es diese Umbildung und der Funktionswechsel des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere, der den Anstoß giebt zur Rückbildung und zum gänzlichen Verschwinden der Querkanälchen der Vorniere im unteren Abschnitte des Rumpfes.

### 2. Verhältnis des Exkretions- zum Genitalsystem.

Im männlichen Urogenitalsystem werden die ursprünglichen Verhältnisse reiner und unveränderter bewahrt als im weiblichen. Wir haben daher von ersterem auszugehen. Aus der Entwickelung des männlichen Urogenitalsystems bei Elasmobranchiern und Amphibien, vor allem bei Ichthyophis, können wir, wie ich glaube, einen Einblick in das Wesen und die Grundverhältnisse der Urogenitalverbindung erhalten. Ist solch ein Einblick gewonnen, so

ist das Verständnis der bei den verschiedenen Wirbeltierklassen eingetretenen Veränderungen nicht schwierig.

### Wesen und Grundplan der Urogenitalverbindung.

Das Wesen der Urogenitalverbindung bei den Cranioten läßt sich nach den vorangeschickten Ausführungen über Bau und Entwickelung des Exkretionssystems ungemein einfach dahin definieren, daß die Keimdrüse (zunächst sei bloß die männliche damit gemeint) ihr Sekret in jenen Cölomabschnitt ergießt, der zum MALPIGHI'schen Körper wird.

Die Stammesgeschichte der Urogenitalverbindung ist deshalb identisch mit der Stammesgeschichte des MALPIGHI'schen Körpers.

Solange nur Vornierenkanälchen und ein ungeteilter MALPIGHIscher Körper existierten, floß das Keimdrüsensekret durch die Vorniere. Als später die Kanälchen sich in Vornieren- und Urnierenkanälchen teilten und sich auch der MALPIGHI'sche Körper in einen ventralen und dorsalen Abschnitt spaltete, wobei der ventrale Abschnitt sein Lumen einbüßte und zur Nebenniere wurde, floß das Keimdrüsensekret nunmehr nur noch durch die dorsalen Spaltprodukte des Divertikels, die MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere.

Diese einfache Auffassung ergiebt sich unmittelbar aus den Vorstellungen, die wir uns vom Verhältnis der Vorniere zur Urniere gebildet haben. Sie hat aber auch den großen Vorzug, den anscheinend so komplizierten Bau der Urogenitalverbindung in seiner Entstehung und in seiner fertigen Ausbildung ungezwungen zu erklären.

Wir sahen, daß im ausgebildeten Zustande die Keimdrüse durch ein unsegmentiertes Netzwerk mit einem an der Basis des Mesorchiums liegenden, längsverlaufenden Hohlraum (Längskommissur) in Verbindung steht, der seinerseits durch die Nebennierenstränge mit der Nebenniere, das bedeutet mit dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere zusammenhängt. Jene Längskommissur, die also zunächst eine Verbindung der Nebenniere mit dem Keimdrüsennetz vermittelt, steht ihrerseits durch die Segmentalstränge mit den MALPIGHI'schen Körperchen in Verbindung.

Das gesamte Keimdrüsennetz, Längskanal der Keimdrüse, Querkanäle, Längskommissur an der Keimfaltenbasis und Nebennierenstränge miteinbegriffen, stellt nichts weiter dar als die ursprüngliche Verbindung der Keimdrüse mit dem Leibeshöhlendivertikel, das zum MALPIGHI'schen Körper der Vorniere oder zur Nebenniere geworden

ist. Ja wir können sogar in gewissem Sinne jene Verbindung als einen Teil des MALPIGHI'schen Körpers auffassen. Wie der Körper selbst ist die Verbindung unsegmentiert; nur in den Nebennierensträngen macht sich eine segmentale Anordnung bemerklich, wie ja auch der Körper selbst durch die segmentalen Glomeruli eine Art von segmentaler Kammerung erhalten hatte. Streng segmental ist die Verbindung des Ganzen mit den streng segmental geordneten MALPIGHI'schen Körpern der Urniere; wir bezeichneten daher jene Verbindung als Segmentalstränge.

Durch die Ontogenie wird diese Auffassung durchaus bestätigt. Wie Tafel IV und Tafel V, Figur 13, 14 zeigen, sind Keimdrüsennetz (Sexualstränge), Nebenniere mit Nebennierenstränge nichts anderes als ein abgeschnürtes, retroperitoneal zu liegen gekommenes Cölomdivertikel, das durch die Segmentalstränge und die MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere mit den Ursegmenten zusammenhängt und das sich an die unsegmentierte Leibeshöhle gerade an der Stelle anlegt, wo das Epithel derselben sich in Keimepithel umwandelt (Tafel V, Figur 13, 14).

Lateral von dieser Berührungsstelle hat sich aus der ursprünglichen einfachen Kommunikation der unsegmentierten und segmentierten Leibeshöhle der Kontakt a, das ist die Anlage des Peritonealtrichters der MALPIGHI'schen Körperchen, abgespalten.

Auf Tafel XIV, Figur 59 und 60 habe ich Entstehung und Bau der Urogenitalverbindung auf zwei schematischen Querschnitten auf Figur 62 in einem Längsschema dargestellt.

Nach RÜCKERT (34) soll in sehr frühen Entwickelungsstadien bei Selachiern die Keimdrüsenanlage zum größten Teil noch in den Bereich der Ursegmente fallen. Dies Verhältnis, das eine Reminiscenz an Zustände darstellen mag, in welchen noch die Segmentation der Leibeshöhle weiter ventralwärts hinabreichte, ursprünglich sogar das gesamte Cölom betraf, verschwindet ontogenetisch bald wieder. Zur Zeit, wo sich der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere und das Keimdrüsennetz bilden, erstreckt sich die Segmentation nicht so tief ventralwärts hinab, und diese Teile ebenso wie das Keimepithel gehören dann durchaus der unsegmentierten Leibeshöhle an. Im Grenzgebiet zwischen segmentierter und unsegmentierter Leibeshöhle liegen die MALPIGHIschen Körperchen der Urniere mit ihren Segmentalsträngen.

Dieser ontogenetische Befund entspricht auch dem phylogenetischen Entwickelungsgange. Mit einem Worte: die Abschnürung des Cölomdivertikels, das wir als MAL-

PIGHI'schen Körper der Vorniere bezeichnen, und in das die Keimdrüse ihr Sekret ergießt, hat sich stammesgeschichtlich erst zu einer Zeit vollzogen, als die Segmentation der Leibeshöhle sich nicht mehr bis in die Keimdrüsengegend erstreckte.

Die Keimfalte von Ichthyophis, dessen Niere vom Herzen bis zur Kloake, also fast durch den ganzen Rumpf hindurch reicht, hat nicht ganz so weite Ausdehnung wie das Exkretionsorgan. Doch begleitet sie dasselbe in seinen zwei unteren Dritteln beinah bis zu seinem distalen Ende.

Freilich produziert jene Keimfalte nicht mehr in ihrer ganzen Länge Keimepithel, sondern die Bildung des letzteren ist auf die oberen $^5/_6$ beim Weibchen, auf die obere Hälfte beim Männchen beschränkt; die unteren Teile produzieren nur noch Fettkörper. Doch hört die Bildung des Keimepithels nach unten zu ganz allmählich auf, und ist nicht zu bezweifeln, daß ursprünglich auch die untersten Teile der Keimfalte Keimepithel erzeugt haben.

Die hierdurch schon bei Ichthyophis hervortretende Tendenz einer Reduktion der Keimdrüse in den unteren Abschnitten finden wir bei Selachiern, Urodelen und Anuren, Amnioten noch viel schärfer ausgeprägt. Hierauf werde ich im folgenden Abschnitt eingehen.

Meiner Ansicht nach haben wir aber auch bei Ichthyophis noch nicht etwa den ursprünglichsten Zustand vor uns, sondern anfangs erstreckte sich die Keimfalte nebst dem Keimepithel nach oben wie nach unten, soweit die Nierenbildung reichte, also durch die ganze Leibeshöhle hindurch. Wie wir sahen, stehen die Nierenkanälchen mit der Keimdrüse in einem kontinuierlichen Zusammenhang; man kann sie im Grunde ebensowohl als segmentale Ausführgänge der Keimdrüse als für Exkretionskanäle ansehen. Es ist sogar sehr möglich, daß ihre exkretorische Funktion erst eine sekundär hinzutretende ist. Wie dem auch sei; ein inniger morphologischer und physiologischer Zusammenhang der Exkretionskanälchen mit der Keimdrüse ist ersichtlich, und daß derselbe von Anfang an bestanden hat, geht aus der Entwickelung dieser Teile hervor.

Der Mangel einer Keimfalte im vordersten Rumpfteil bei Ichthyophis ist deshalb ganz ebenso auf eine sekundäre Rückbildung jener Falte in diesem Abschnitte zurückzuführen, wie das Verschwinden der Keimfalte, beziehentlich Keimdrüse in der hin-

tersten Rumpfgegend bei der Reihe: Coecilien, Urodelen, Anuren und ganz ebenso bei den Amnioten.

Als ursprünglichen Zustand des Urogenitalsystems der Cranioten haben wir demnach einen solchen anzusehen, in welchem Vorniere, wie Keimfalte sich durch den ganzen Rumpf hindurch erstreckte. Die Vornierenkanälchen mündeten in die unsegmentirte Leibeshöhle und nahmen die Keimprodukte, die von einer eigentümlich umgewandelten Epithelleiste derselben gebildet wurden, auf.

Als zweite Etappe können wir die Längsabschnürung des Leibeshöhlendivertikels bezeichnen, in welchen die Keimprodukte entleert werden und die Vornierentrichter (Innentrichter) einmünden. Diese Abschnürung führt zur Bildung des Malpighi'schen Körpers der Vorniere. Demselben liegt das Keimepithel zunächst direkt an; wenn er mehr retroperitoneale Lage erhält, wird aus der Anlagerung eine Verbindung durch unregelmäßige, netzförmig anastomosierende Stränge (Keimdrüsennetz).

Die dritte Etappe endlich ist dadurch charakterisiert, daß sich von den Vornierenkanälchen eine zweite dorsale Generation abspaltet: die Urnierenkanälchen. Ebenso spaltet sich der Malpighi'sche Körper der Vorniere in einen ventralen und dorsalen Abschnitt. In den ersteren münden die Vornierenkanälchen, in den letzteren die Urnierenkanälchen ein. Beide Abschnitte kommunizieren zunächst noch miteinander und dienen gemeinschaftlich der Ausleitung des Keimdrüsensekrets. Indem sich aber an das Auftreten der dorsalen Generation von Exkretionskanälen bald eine fortschreitende Rückbildung der ventralen und eine Umbildung des Malpighi'schen Körpers der letzteren in Nebenniere anschließt, kann das Keimdrüsensekret nur noch durch die dorsalen, unverändert gebliebenen Malpighi'schen Körperchen, die der Urniere, abfließen. Dieselben zeichnen sich von dem ehemaligen Malpighi'schen Körper der Vorniere nur durch die schärfer durchgeführte Segmentation, den Zerfall in segmentale Teilstücke aus. Das Exkretionsorgan aller lebenden Cranioten erreicht in seinem ausgebildeten Zustand die dritte Etappe.

Die eben skizzierte phylogenetische Entwickelung vollzieht sich dergestalt, daß die distalen Abschnitte des Systems stärker abgeändert werden als die proximalen. So unterbleibt bei Ichthyophis in Stadien, in welchen Vorniere und Urniere zugleich eine vollkommene Ausbildung ihrer typischen Bestandteile zeigen (Tafel II, Figur 4), in den am meisten proximal gelegenen Teilen

die Abspaltung der Urnierenkanälchen von den Vornierenkanälchen, und wir finden dort nur die letzteren.

In dem an diesen unmittelbar anschließenden Abschnitt finden wir ausgebildete Vorniere mit ausgebildeter Urniere zusammen. Weiter nach abwärts endlich erfolgt dann die Rückbildung der Vorniere und die Umwandlung ihres MALPIGHI'schen Körpers in Nebenniere. Dieser Abschnitt repräsentiert also die letzte Etappe (vergl. Längsschema Figur 61, Tafel XIV).

Das Verhalten der Keimdrüse in den verschiedenen phylogenetischen Zuständen läßt sich nicht so leicht demonstrieren, da in den am meisten proximal gelegenen Teilen, wo sich nur Vorniere oder Urniere zusammen mit unveränderter Vorniere findet, die Keimdrüse sekundär rückgebildet ist und überhaupt nicht mehr angelegt wird.

## Sekundäre Abänderungen der ursprünglichen Urogenitalverbindung in den verschiedenen Klassen der Cranioten.

### a) Urogenitalsystem beim Männchen.

Die männlichen Urogenitalsysteme sämtlicher Cranioten erreichen die dritte Etappe der im vorigen Abschnitt geschilderten Entwickelungsreihe. Dabei wird aber von keinem lebenden Vertreter dieser Ordnung das Prototyp in völlig unveränderter Form beibehalten. Bei einigen treten nur verhältnismäßig geringfügige Abänderungen auf. In erster Linie wären hier die Coecilien, in zweiter die Selachier, Ganoiden und Urodelen zu nennen. Bedeutendere Abänderungen zeigen die Anuren einerseits, die Amnioten andrerseits, doch ist es leicht, den abwechselnden Bau bei ihnen aus Veränderungen abzuleiten, die sich schon bei den niederen Formen in weniger hervortretender Weise bemerkbar machen.

Die größten Veränderungen des ursprünglichen Zustandes zeigen die Cyclostomen und die Teleostier. Wir lassen sie zunächst bei unserer Betrachtung aus dem Spiele und besprechen sie am Schluß gesondert für sich.

Als Ausgangspunkt der Betrachtung muß ein Urogenitalsystem angenommen werden, in welchem sich Nierensystem und Keimdrüse durch die ganze Länge der Leibeshöhle hindurch erstrecken. Beide Bildungen stehen durch ein Netzwerk von Kanälen, das Keimdrüsennetz, in der auf Figur 62, Tafel XIV geschilderten Weise miteinander in Verbindung.

Von diesem Grundtypus weicht Ichthyophis nur insofern ab, als sein Exkretionssystem proximalwärts eine geringe Reduktion erfahren hat; seine Keimfalte dagegen ist proximalwärts bedeutend, distalwärts wenig reduziert worden und produziert in ihren distalen Abschnitten keine Keimprodukte mehr.

Schon bei anderen Coecilien (Coecilia lumbricoides, Spengel, 42, p. 9) zeigt sich eine weitere Rückbildung des proximalen Teils der Niere; dort reicht die Niere im ausgebildeten Zustand nur noch bis zum Hinterende der Leber.

Dieselbe Reduktion des proximalen Nierenabschnitts bemerken wir in bald mehr, bald weniger ausgesprochener Weise bei allen übrigen Cranioten. Dabei kann der vorderste Nierenabschnitt ganz zum Verschwinden kommen (Selachier, Urodelen, Amnioten) oder auch in Lymphgewebe umgewandelt werden (Ganoiden, Teleostier).

Die bei Ichthyophis angedeutete Reduktion der Keimfalte nach vorn und nach hinten ist bei den übrigen Cranioten meist noch stärker ausgeprägt. Nur die Ganoiden zeigen eine geringere Reduktion in dieser Beziehung als die Coecilien, da ihre Keimdrüse sehr weit nach vorn und nach hinten reicht. Die männlichen Urogenitalorgane der Ganoiden, über die die Angaben der Autoren sehr widerspruchsvoll und wenig erschöpfend sind (vergl. Jungersen, 21, p. 185), entfernen sich überhaupt in der Hauptsache nicht weit vom Grundtypus, wie ich in einer demnächst erscheinenden Arbeit nachweisen werde [1]). Erwähnt sei gleich hier, daß sie in anderen Beziehungen bedeutendere Abweichungen vom ursprünglichen Zustande der Urogenitalverbindung zeigen als die Coecilien. Selachier und Urodelen sind dadurch ausgezeichnet, daß die Keimdrüse nach vorn sich ebenso weit erstreckt wie die Niere; im ganzen hinteren Rumpfabschnitt kommt bei ihnen überhaupt keine Keimfalte, also nicht einmal Fettkörper zur Entwickelung.

Auch bei Ichthyophis hatte sich der hinterste Keimdrüsenabschnitt rückgebildet und die Malpighi'schen Körperchen und Querkanäle dieses Endabschnittes der Niere werden nicht mehr vom Hodensekret durchflossen. Doch zeigte dieser Nierenteil kaum irgend welche höhere Ausbildung als der vor ihm liegende, der mit der Keimdrüse in Verbindung steht. Bei Selachiern und

1) R. Semon, Notizen über den Zusammenhang der Harn- und Geschlechtsorgane bei den Ganoiden. Morphologisches Jahrbuch 1891.

Urodelen dagegen macht sich ein deutlicher Unterschied in der Ausbildung des vorderen Urnierenbezirks, der „Geschlechtsniere", gegen den hinteren, die „Beckenniere", bemerklich. Im wesentlichen ist dieser Unterschied quantitativer Natur und dokumentiert sich in einer starken Volumszunahme der „Beckenniere". Doch kommen noch Besonderheiten anderer Art hinzu, die eine fortschreitende Ausbildung der „Beckenniere" andeuten, vor allem die Ausbildung von Anastomosen der Querkanälchen dieses Nierenteils, die in dem untersten Abschnitt des Vornierenganges zu münden pflegen und den Weg anzeigen, wie sich in diesem untersten Teil der Niere ein besonderer Ausführgang herauszubilden beginnt.

Für diesen Punkt verweise ich auf die vortrefflichen Ausführungen von Balfour (3, Bd. XII, p. 177 oder 4, p. 626). Es hat nicht die geringste Schwierigkeit, sich die Entstehung des vom Vornierengange getrennten Ureters bei Amnioten durch einen analogen Prozeß vorzustellen. Bei Amnioten treten nur einige Veränderungen hinzu, die zwar sehr in die Augen fallen, aber keineswegs fundamentale sind. Dieselben gipfeln in einer Trennung des vorderen vom hinteren Nierenabschnitt, der „Geschlechtsniere" von der „Beckenniere". Erstere wird dann häufig als Urniere, Mesonephros, letztere als bleibende Niere, Metanephros, bezeichnet. Diese Ausdrücke sind nicht besonders glückliche, vor allem erscheint es ungerechtfertigt, die Geschlechtsniere als „Urniere" schlechtweg zu bezeichnen.

Ich gebrauche den Ausdruck Vorniere in dem Sinne, daß ich mir durch die Silbe „Vor" eine phylogenetische, nicht eine räumliche Beziehung ausgedrückt denke. Vorniere soll also nicht heißen „Vorderniere", denn wir sahen, daß die Vorniere ebenso weit nach hinten reicht als die Urniere.

Ich kann deshalb auch nicht die Ausdrücke Meso- und Metanephros im räumlichen Sinne brauchen, wenn der Ausdruck „Pronephros" keine räumliche Beziehung ausdrücken soll.

Ich unterscheide daher nur eine Vorniere als phylogenetisch ältestes System gegenüber dem jüngeren System der Urniere. An letzterem macht sich schon früh ein Unterschied des vorderen Teils, der die Beziehungen mit der Keimdrüse aufrecht erhält, und eines hinteren Teiles, bei dem das nicht der Fall ist, bemerklich. Wir können den ersteren als „Geschlechtsniere", den anderen (nicht ganz korrekterweise) als Beckenniere bezeichnen. In der Beckenniere kommt es schon bei Selachiern durch Anastomosen

der Querkanäle zur Bildung eines vom Vornierengange mehr oder weniger selbständigen Ausführganges.

Bei Amnioten tritt die Trennung der Geschlechtsniere von der Beckenniere noch schärfer hervor.

Letztere besitzt einen gesonderten Ausführgang, den Ureter, der in das distale Ende des Vornierenganges einmündet. Die Geschlechtsniere hat sich gänzlich von der Beckenniere losgelöst und macht im Anschluß an Lageveränderungen der Keimdrüse bedeutende Dislokationen durch. In ihrem inneren Bau zeigt sie sowie das Keimdrüsennetz mannigfache sekundäre Veränderungen und Vereinfachungen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, die sich aber größtenteils als solche direkt aus der Ontogenese erkennen lassen. So verliert die Geschlechtsniere bei Amnioten endlich ganz ihre exkretorische Funktion und sinkt zum bloßen Ausführapparat der männlichen Keimstoffe, zum Nebenhoden (Nebeneierstock) herab. Das Keimdrüsennetz im Hoden der Amnioten ist weniger übersichtlich geordnet und besonders von den Elementen des Keimepithels weit schwieriger zu unterscheiden, als im Hoden der Selachier und Amphibien. Für die Zurückführung des Baues des Amniotenhodens auf die klareren Organisationsverhältnisse der letzterwähnten Tiere bedarf es noch erneuter entwickelungsgeschichtlicher und histologischer Untersuchungen bei Amnioten. Daß eine solche Zurückführung möglich ist, unterliegt keinem Zweifel.

Dem untersten Teil der Urniere (Beckenniere, Metanephros) fällt bei Amnioten allein die Funktion der Harnausscheidung zu. Ihre Entwickelung ist hier noch nicht hinreichend festgestellt. Sicher scheint zu sein, daß der Ureter als eine Ausstülpung des Vornierenganges entsteht, und die Querkanälchen in ihn sekundär durchbrechen, wie sie es in der Geschlechtsniere gegenüber dem Vornierengang thun.

Die Kanälchen sollen aus einem eigentümlichen Blastem, dem Nierenblastem entstehen, das wohl weiter nichts ist, als die Summe der schon vorhandenen, aber noch schwer voneinander abzugrenzenden Kanälchen. Braun (8) leitet bei Reptilien, die zur Entscheidung dieser Frage wohl von allen Amnioten zuerst zu berücksichtigen sind, die Kanälchen von unregelmäßigen Sprossen des Peritonealepithels, Wiedersheim von Sprossen der Geschlechtsniere ab. Die meiste Wahrscheinlichkeit hat die allerdings nur mit Zurückhaltung geäußerte Angabe Hoffmann's, daß die Kanäle auch in jenem Abschnitt aus den Ursegmenten stammen. Eine erneute Untersuchung wird hierüber Klarheit schaffen.

Auf etwas andere Weise als bei den Amnioten wird bei den Amphibien die Arbeitsteilung der Doppelfunktion der Niere als Harn ausscheidendes und Sperma ausführendes Organ vollzogen. Auch bei ihnen läßt sich an der Urniere ein vorderer Abschnitt als Geschlechtsniere von einem hinteren, der Beckenniere, unterscheiden. An der letzteren kommt es aber nicht zur Bildung eines besonderen Ausführganges, von dem wir Andeutungen schon bei Selachiern fanden. So besorgt bei den Amphibien der Vornierengang die Ausleitung sowohl des Harns als auch der männlichen Geschlechtsprodukte, und es findet keine topographische Verschiebung der beiden Nierenabschnitte gegeneinander statt.

Durch Bufo knüpfen die Anuren insofern direkter an die Coecilien als es die Urodelen thun, als auch bei der Kröte in der Geschlechtsniere nur die wirklich primären Urnierenkanälchen mit der Keimdrüse in Verbindung stehen. Bei Urodelen dagegen ist die ganze erste ventrale Längsreihe in der Geschlechtsniere an der Samenleitung beteiligt, das heißt sowohl die primären Urnierenkanälchen als auch die intersegmental eingeschobenen 2., 3. u. s. w. Ordnung.

Bei den Urodelen und bei Bufo führen diese Kanälchen noch MALPIGHI'sche Körperchen; bei Rana haben sich die Glomeruli der letzteren an den primären Urnierenkanälchen, die das Sperma ausleiten, ebenso zurückgebildet, wie sie es in der Geschlechtsniere (Nebenhoden) der Amnioten thun. Dabei bleiben aber bei sämtlichen Anuren die Nierenkanälchen 2., 3. u. s. w. Ordnung als Exkretionskanälchen erhalten. Bei Bombinator sind es nur noch die obersten der primären Urnierenkanälchen, die nach Rückbildung ihrer MALPIGHI'schen Körperchen zur Ableitung des Samens dienen. Weitere Fortschritte macht die Reduktion bei Alytes und sie erreicht ihren Gipfel bei Discoglossus, wo nur noch das erste der primären Urnierenkanälchen als ein weiter Kanal das Sperma in den Vornierengang leitet (vgl. SPENGEL, 42, p. 102).

Bei den bisher behandelten Formen sind verschiedene Wege eingeschlagen und verschieden weit zurückgelegt, um die ursprünglich von allen Teilen der Vorniere beziehentlich der primären Urniere gemeinsam ausgeübte Funktion der Exkretion und der Samenleitung unter die verschiedenen Abschnitte des Exkretionssystems zu teilen. Zu einer gänzlichen Lösung der Verbindung zwischen männlicher Keimdrüse und Exkretionssystem kam es aber nicht.

In zwei Wirbeltierklassen finden wir nun jene Lösung vollzogen. Bei den Teleostiern und bei den Cyclostomen.

Kein Mensch wird zweifeln, daß bei den Teleostiern die Keimdrüse ganz ebenso mit der Niere zusammengehangen hat, wie es bei Selachiern und Ganoiden noch jetzt der Fall ist, und daß die Trennung beider Organsysteme durch eine sekundäre Lösung zu erklären ist. Die systematische Stellung der Teleostier macht diese Auffassung zu einer selbstverständlichen.

Bei den Cyclostomen aber als den niedersten Cranioten könnte die Frage schon eher aufgeworfen werden, ob nicht bei ihnen die Trennung der beiden Organe einem getrennten Urzustand entspräche. Es müßte sich dann die Verbindung zwischen Keimdrüse und Niere bei dem Cranioten erst zu einer Zeit ausgebildet haben, als sich schon die Cyclostomen von den übrigen Cranioten abgezweigt hatten. Das aber ist ganz unmöglich. Wie wir oben gesehen haben, hat sicherlich die Urogenitalverbindung schon zu einer Zeit bestanden, in welcher die Vorniere das einzige Exkretionsorgan war. Sie muß sogar schon zu einer Zeit bestanden haben, in welcher die Vorniere noch keinen, von der Leibeshöhle abgeschnürten Malpighi'schen Körper besaß, und gerade durch die Abschnürung jenes Körpers ist das Hodennetz mit allen seinen Eigentümlichkeiten entstanden.

Das Exkretionsorgan der Cyclostomen befindet sich nun (trotz scheinbarer Einfachheit bei den Myxinoiden, auf die ich im folgenden Abschnitt zurückkomme) auf einer ungleich höheren Entwickelungsstufe, als diejenige gewesen sein kann, die wir als den Ausgangspunkt der Urogenitalverbindung der Cranioten betrachten könnten, wenn wir überhaupt annehmen wollen, daß eine sekundäre Vereinigung jemals stattgefunden hat. Denn viel natürlicher und auch den ontogenetischen Befunden entsprechender ist es, die Urogenitalverbindung als etwas von Anfang an Zusammengehöriges zu betrachten. Die Vornierenkanälchen waren zunächst wahrscheinlich nur die segmentalen Ausführgänge der segmentalen Keimdrüsen und wurden allmählich auch zu exkretorischen Zwecken verwendet. Aber selbst wenn man nicht soweit gehen will, ist es doch ausgeschlossen, daß eine Verbindung zwischen der Keimdrüse und dem Exkretionssystem nach vollendeter Abschnürung des Malpighi'schen Körpers, nach Entstehung der Urniere und Rückbildung der Vorniere stattgefunden hat. Und auf diesem Entwickelungszustand steht das Exkretionssystem der Cyclostomen; auch sind alle seine Teile so typisch ausgebildet

und sind so übereinstimmend mit denen der anderen Cranioten gebaut, daß diese Übereinstimmung sich allein durch die Annahme erklären läßt, diese Entwickelungsstufe des Exkretionssystems sei schon erreicht gewesen, ehe sich die Cyclostomen von den übrigen Cranioten abgetrennt haben.

Bei den Cyclostomen sowohl wie bei den Teleostiern ist demnach der mangelnde Zusammenhang zwischen Niere und männlicher Keimdrüse auf eine sekundäre Lösung zurückzuführen. Natürlich ist diese Lösung in beiden Gruppen unabhängig und in ganz verschiedener Weise erfolgt.

Den Bau des Teleostierhodens kann man auf zwei verschiedene Weisen auffassen. Entweder man denkt sich das Keimdrüsennetz völlig rückgebildet, nur die Keimdrüse als Keimwulst übrig geblieben und durch Spaltbildung in letzterem einen neuen Ausführgang entstanden. Diese Auffassung ist wohl die allgemein angenommene. Sie läßt aber die Entstehung und morphologische Bedeutung der Genitalöffnungen der Teleostier gänzlich unerklärt. Ich sehe eine Möglichkeit, den Bau des Teleostierhodens zu erklären. Man denke sich bei Teleostiern das Keimdrüsennetz als rückgebildet, nehme aber an, daß der Längskanal des Hodens (Centralkanal bei Ichthyophis, Tafel XI, XII) persistiert. Er verbindet sich durch kurze Ausstülpungen mit den Hodenampullen in ähnlicher Weise wie der Kanal des Selachier- und Coecilienhodens mit den entsprechend gebauten Ampullen jener Formen. Distalwärts hat sich eine Verbindung des Kanals mit dem untersten unpaaren Abschnitt des Vornierenganges erhalten.

Welche von beiden Anschauungen richtig ist, diejenige, die den längsverlaufenden Ausführgang des Teleostierhodens, der übrigens zuweilen auch centrale Lage erhält, für eine durch Spaltung im Stroma der Keimfalte auftretende Neubildung ansieht (Jungersen, 21, p. 179) oder die zweite, auf die ich aufmerksam gemacht habe, die ihn mit dem Längskanal des Selachier- und Coecilienhodens vergleicht, kann nur durch neue entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen entschieden werden. Die Darstellung, die Jungersen (21, p. 129, 179) von der Entwickelung giebt, würde eher für die erstgenannte Anschauung sprechen, doch ist zu berücksichtigen, daß das späte Sichtbarwerden des Längskanals noch nicht mit Sicherheit beweist, daß diese Bildung auch wirklich erst zu dieser Zeit entstanden sei. Es ist sehr wohl möglich, daß der Kanal als solider Strang vorgebildet ist, und solche Stränge sind auf Schnitten meist sehr schwer wahrnehmbar. Ich glaube,

es verlohnt sich daher immer noch der Mühe, bei weiteren Untersuchungen über Urogenitalentwickelung der Teleostier diesen Punkt im Auge zu behalten.

Bei den Cyclostomen hat die männliche Keimdrüse ebenfalls ihren Zusammenhang mit der Niere verloren, aber bei dieser Klasse ist sicher nicht nur das übrige Keimdrüsennetz, sondern auch der Längskanal des Hodens rückgebildet worden. Der Hoden besitzt keinen Ausführgang mehr; durch Berstung der Hodenampullen gelangen die Spermatozoen in die Bauchhöhle. Nebenbei sei erwähnt, daß die Myxinoiden durch einen interessanten protandrischen Hermaphroditismus ausgezeichnet sind (11, 31).

### b) Urogenitalsystem beim Weibchen.

Bedeutender als beim männlichen Geschlecht der meisten Cranioten sind die Veränderungen, die ganz allgemein das Urogenitalsystem beim weiblichen Tiere durchzumachen hat.

Daß es sich um sekundäre Veränderungen handelt, geht unmittelbar aus der Entwickelungsgeschichte hervor: das Keimdrüsennetz legt sich beim Weibchen an wie beim Männchen; es dient aber niemals zur Ausführung der weiblichen Keimstoffe, sondern wird in allen Klassen mehr oder weniger rückgebildet.

Das Auftreten des Keimdrüsennetzes beim Weibchen kann man in zwei Weisen deuten. Entweder man nimmt an, daß in den Stammformen der Cranioten die weiblichen Keimstoffe in ganz derselben Weise wie die männlichen in den Malpighi'schen Körper entleert und durch Vornieren-, später durch Urnierenkanälchen in den Vornierengang abgeleitet worden sind.

Oder man nimmt an, daß von vornherein ein prinzipieller Unterschied in der Herausleitung der männlichen und weiblichen Keimstoffe bestanden hat. Dann läßt sich das Keimdrüsennetz beim Weibchen entweder durch die Annahme eines Hermaphroditismus der Stammeltern der Cranioten oder aber als ein männlicher Sexualcharakter erklären, der sekundär vom männlichen Geschlecht auf das weibliche übertragen worden ist, wie z. B. umgekehrt bei Säugetieren die Milchdrüsen vom weiblichen Geschlecht auf das männliche.

Ich möchte dafür halten, daß ursprünglich die weiblichen Keimstoffe ganz wie die männlichen in das Leibeshöhlendivertikel entleert wurden, in das sich die Vornierentrichter öffnen. Die Vornierenkanäle dienten wahrscheinlich anfangs ganz ebenso als Ausführgänge der weiblichen als der männlichen Keimstoffe. Erst

sekundär, wahrscheinlich verursacht durch das Größerwerden der Eier, ging die Funktion der Ausleitung der Eier auf ein besonderes Vornierenkanälchen über, das sich ganz dieser Funktion hingiebt und die Eier direkt in den Vornierengang, eventuell in ein Spaltprodukt desselben, den MÜLLER'schen Gang, leitet.

Diese Auffassung des MÜLLER'schen Ganges und seines Ostium abdominale wird im allgemeinen durch die bisher bekannt gewordenen entwickelungsgeschichtlichen und vergleichend anatomischen Thatsachen gestützt. Bei den Ganoiden dient der Vornierengang noch gleichzeitig als Eileiter. Bei Elasmobranchiern (BALFOUR, 3, SEMPER, 40) und vielen Amphibien (Triton und Anuren; cf. HOFFMANN, 17) spaltet sich der MÜLLER'sche Gang direkt vom Vornierengang ab oder geht als zunächst solider Strang aus einem Teil seiner Wandung hervor (Salamandra; cf. FÜRBRINGER, 12). Bei Coecilien und Amnioten geht der MÜLLER'sche Gang aus einer Peritonealwucherung hervor, ohne jede Anlehnung an den Vornierengang. Dies Verhalten ist natürlich als ein caenogenetisches aufzufassen, der einzige Punkt in der Entwickelung des Urogenitalsystems, in dem sich Ichthyophis mehr abgeändert zeigt als Selachier und Urodelen, aber bemerkenswert dadurch, daß in diesem Punkte eine Gemeinsamkeit mit Reptilien und den Amnioten überhaupt besteht. Für Selachier wird die Bildung des Ostium abdominale aus einem (RÜCKERT, 34, p. 238, 271) oder aus mehreren verschmolzenen (VAN WIJHE, 51, p. 477, 503) Vornierentrichtern angegeben.

Für Ichthyophis, das eine außerordentlich entwickelte Vorniere noch zu einer Zeit besitzt, zu welcher sich der MÜLLER'sche Gang zu entwickeln beginnt (Tafel IX, Figur 32 a—c), kann ich irgend einen Zusammenhang des Ostium abdominale mit irgend einem Teile der Vorniere mit Bestimmtheit in Abrede stellen. Doch ist zu bedenken, daß, wenn bei Ichthyophis der MÜLLER'sche Gang selbst sich in caenogenetischer Weise ohne Beziehung zum Vornierengang entwickelt, diese Caenogenese auch auf die Entwickelung des Ostium abdominale einen Einfluß ausgeübt haben muß.

Für Anuren macht HOFFMANN (17, p. 595) Angaben über die Entstehung des Ostium abdominale, aus denen hervorzugehen scheint, daß gewisse Beziehungen zur Vorniere existieren. Dieselben sind aber, wenn die Beschreibung in allen Punkten das richtige trifft, sehr verschleiert und verwischt.

Es ist mit einem Worte beim heutigen Stande unserer Kenntnisse nicht möglich, genauer anzugeben, wie sich das Ostium ab-

dominale aus einem Teile der Vorniere entwickelt hat. Die Selachier sind zur Entscheidung dieser Frage die denkbar ungünstigsten Objekte, weil bei ihnen die Vorniere auf einem ganz unfertigen Entwickelungszustand stehen bleibt, viel unfertiger, als der gewesen sein muß, in welchem sich die neue Art der Ausleitung der weiblichen Keimstoffe entwickelt hat. Schon mehr geeignet würden die Urodelen und Anuren sein; aber bei ihnen liegen die Dinge auch wieder insofern ungünstig, als an ihrer Vorniere die Außentrichter verloren gegangen sind, und die Bildung des Ostium abdominale möglicherweise gerade an diese angeknüpft hat.

Ich glaube jedoch, daß eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung der Ganoiden viel Aussicht hat in diese Frage Klarheit zu bringen, und halte es für angebracht, mich aller Vermutungen über die Einzelheiten des phylogenetischen Vorgangs zu enthalten, bis die Entwickelung des Ostium abdominale bei Ganoiden klargestellt worden ist.

Einen gleichen Standpunkt nehme ich der Frage gegenüber ein, ob und inwieweit die sogenannten „Peritonealkanäle" der Salmoniden und die „Ovidukte" der übrigen Teleostier den Müller'schen Gängen der übrigen Gnathostomen homolog sind. Huxley (19) hat auseinandergesetzt, daß die Peritonealkanäle der Salmoniden (Osmerus) sich mit den kurzen Tuben von Polypterus und Amia vergleichen lassen, und Jungersen (21, p. 191) betont, daß man dann gezwungen ist, „diese Homologie für die Ovidukte aller übrigen Knochenfische gelten zu lassen; denn nach dem früher Dargestellten unterliegt es keinem Zweifel, daß die Ovidukte derselben denen von Osmerus völlig homolog sind."

Daß die Ovidukte der Teleostier sich nicht durch Abspaltung aus dem Vornierengang entwickeln, sondern als selbständige Peritonealbildungen auftreten, ist kein beweisender Einwurf gegen die Homologie, da wir eine ähnliche Caenogenese auch bei Entwickelung der Coecilien- und Amniotentuben wahrnehmen, die zweifelsohne denen der Selachier, Urodelen und Anuren homolog sind.

Weber (43, p. 393) erhebt eine Reihe von Bedenken gegen die Homologisierung der Ovidukte respektive Peritonealkanäle der Teleostier mit den Müller'schen Gängen der übrigen Cranioten. Er erklärt sie für Bildungen sui generis. Ich finde jedoch, daß seine Einwürfe sich viel mehr gegen einige Argumente Huxley's richten, als sie die Homologie überhaupt unwahrscheinlich machen. *Mag immerhin* bei den Teleostiern der Zustand der ursprüngliche

sein, in welchem der Ovidukt die unmittelbare Fortsetzung dse geschlossenen Ovariums bildet. Dann wären die Verhältnisse bei Salmoniden sekundär veränderte und die Übereinstimmung derselben mit Polypterus und Amia nur zufällige Ähnlichkeiten. Nichtsdestoweniger könnten auch dann die Ovidukte (und die durch Abänderung derselben entstandenen Peritonealkanäle) der Teleostier den MÜLLER'schen Gängen der übrigen Vertebraten homolog sein. Dann würde eben Lepidosteus in dieser Beziehung das Bindeglied zwischen Ganoiden und Teleostiern vorstellen, bei welchem doch sicherlich der in kontinuierlichem Zusammenhange mit dem Ovarium stehende Oviduct nicht als eine Bildung sui generis, sondern als eine in Anknüpfung an die Verhältnisse der übrigen Ganoiden aufgetretene Weiterbildung aufzufassen ist.

Es erscheint mir aber am besten, die eingehendere Diskussion dieser Frage zu vertagen, bis wir näher über die Entstehung des trichterförmigen Ostium abdominale bei Accipenser, Polypterus und Amia, und vor allem, bis wir genauer, als es durch die BALFOUR-PARKER'sche Untersuchung (6) geschehen ist, über die Entwickelung des teleostierähnlichen Ovidukts von Lepidosteus unterrichtet sind.

Die Pori abdominales der Gnathostomen haben nichts mit der Ausleitung der Geschechtsprodukte zu thun. Durch die schönen Untersuchungen WEBER's (43) ist das festgestellt, nachdem schon HUXLEY (19) und GEGENBAUR (13) darauf aufmerksam gemacht hatten, daß man unter der Bezeichnung „Pori abdominales“ verschiedene, gar nicht zusammengehörige Bildungen zusammenfasse. WEBER zeigte, daß der „Porus abdominalis“ der weiblichen Lachse in Wirklichkeit ein Porus genitalis sei, die Mündung der sich als „Peritonealkanäle“ darstellenden Ovidukte, und als solcher den Pori genitales der übrigen Teleostier homolog. Daneben wies WEBER bei männlichen und weiblichen Salmoniden echte paarige Pori abdominales nach. Nicht selten sind dieselben rudimentär oder fehlen ganz. Auch den sogenannten Porus abdominalis der weiblichen Muraenoiden hält WEBER mit Recht für einen Porus genitalis. Bei diesen Fischen ist dann der ganze übrige Eileiter rückgebildet worden. Pori abdominales neben diesem Porus genitalis kommen bei ihnen nicht vor. Physiologisch haben die Pori abdominales vielleicht, wie ich vermutungsweise äußern möchte, die Aufgabe, die Flüssigkeit der Leibeshöhle mit dem umgebenden Wasser in Kommunikation zu setzen (ähnlich wie die Tuba Eustachii eine Kommunikation der

Luft der Paukenhöhle mit der umgebenden Luft vermittelt). Für Geschöpfe, die bei jedem Auf- und Absteigen im Wasser unter stark wechselnde Druckverhältnisse gelangen, kann eine derartige Einrichtung von großem Nutzen sein [1]).

Große Schwierigkeiten bietet die morphologische Beurteilung des sogenannten Porus abdominalis der Cyclostomen dar. Wir werden zunächst geneigt sein, diese Öffnung für einen Porus genitalis ähnlich dem der weiblichen Salmoniden und Muraenoiden zu erklären. Aber der Porus dient bei Cyclostomen auch zur Ausleitung der männlichen Geschlechtsprodukte, die wie die weiblichen in die Leibeshöhle zu fallen und ohne Hilfe eines Ausführganges nach außen befördert zu werden scheinen. Wir müßten dann annehmen, daß hier das Endstück des abdominalwärts offenen Ovidukts (ein solches ist ja auch der Porus genitalis der weiblichen Salmoniden und Muraenoiden) die Ausleitung des Spermas übernommen hat. Soviel ist sicher, daß die Cyclostomen auch in bezug auf die Ableitung der Keimstoffe in beiden Geschlechtern keineswegs ursprüngliche, sondern im höchsten Grade abgeänderte Zustände aufweisen. Nicht die Verbindung der Geschlechtsorgane mit dem Exkretionssystem, sondern der bei Cyclostomen am schärfsten ausgesprochene Mangel einer solchen Verbindung ist eine sekundäre Erscheinung.

Die morphologische Bedeutung der echten Abdominalporen ist noch völlig dunkel. Es ist nicht undenkbar, daß sie aus ein Paar Nephrotomen hervorgehen, die sich statt in den Vornierengang direkt nach außen öffnen (Balfour, 2, 4, Bridge, 10); jedoch müßte das erst entwickelungsgeschichtlich bewiesen werden, was bei Zurückgehen auf sehr frühe Entwickelungsstadien sicher möglich sein wird, falls diese Anschauung das richtige trifft.

Der sogenannte „Porus abdominalis vom Amphioxus ist die distale Öffnung des Peribranchialraums und ist selbstverständlich mit den gleichbenannten Öffnungen der Cranioten, die eine Kommunikation des Cöloms nach außen vermitteln, in keiner Weise zu vergleichen.

---

1) Aufserordentlich grofs sind nach Weber die Pori abdominales von Argentina, einem echten Tiefseefische, der stets infolge verminderten Wasserdruckes tot an die Oberfläche kommt.

### 3. Sekundäre Veränderungen am Exkretionssystem und der Nebenniere.

Gewisse Veränderungen am Exkretionssystem haben wir schon im vorigen Abschnitt berücksichtigt, so diejenigen, die sich auf die Beschränkung seiner räumlichen Ausdehnung, auf Ausbildung eines neuen Ausführganges an der Beckenniere (Selachier, Ureter der Amnioten), endlich auf die Umwandlung der Geschlechtsniere in den bei Amnioten nicht mehr als Exkretionsorgan fungierenden Nebenhoden beziehen. Auf einige anderweitige Veränderungen soll hier noch kurz eingegangen werden.

Eine sehr wichtige Veränderung, die wir überaus häufig in den verschiedenenen Gruppen beobachten können, ist der Mangel der Außentrichter an den MALPIGHI'schen Körpern der Vorniere und Urniere.

Wir sahen, daß ursprünglich die Querkanälchen der Niere (zunächst der Vorniere) in die Leibeshöhle mündeten, daß sich aber allmählich der Leibeshöhlenteil, zu dem sie in Beziehung traten, und der durch Aortenäste besonders reich vaskularisiert wurde, von der übrigen Leibeshöhle abschnürte, zum MALPIGHI'schen Körper der Vorniere wurde. Von letzterem spalteten sich später noch die in segmentale Teilstücke zerfallenen MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere ab. Die Abschnürung beider Art MALPIGHI'scher Körper von der Leibeshöhle war aber keine ganz vollständige. In jedem Segment erhielten sich Kommunikationen zwischen der Leibeshöhle und der Stelle des MALPIGHI'schen Körpers, an welcher in ihn das Nierenkanälchen einmündet. Wir bezeichnen jene Kommunikation als Außentrichter und können sagen, daß Vornieren- und Urnierenkanälchen in jedem Segment durch die Innentrichter mit der abgeschnürten Leibeshöhle (MALPIGHI'scher Körper), durch die Außentrichter mit der freien Leibeshöhle kommunizieren.

Diese morphologischen Entwickelungsvorgänge sind der Ausdruck einer physiologischen Differenzierung, einer Arbeitsteilung, die die Funktion der Leibeshöhle als Organ der Wasserausscheidung betrifft.

Wie experimentell festgestellt worden ist, besteht die hauptsächliche, vielleicht die alleinige Funktion der MALPIGHI'schen Körperchen im Gegensatz zu den Harnkanälchen in der Ausscheidung des Wassers, einschließlich der gelösten anorganischen Salze.

Die Ausscheidung der übrigen Harnbestandteile wird durch die Harnkanälchen besorgt. Nun haben wir gesehen, daß ursprünglich die Harnkanälchen frei in die Leibeshöhle münden, daß sich aber allmählich der den Mündungen benachbarte, reich vaskularisierte Leibeshöhlenabschnitt von der übrigen Leibeshöhle sondert, abschnürt, segmental gliedert, zu MALPIGHI'schen Körperchen wird. Wir können somit sagen, daß das überschüssige Wasser des Körpers in niederen Zuständen aus dem Blut in die Leibeshöhle transsudierte und von dort durch die daselbst mündenden Harnkanälchen nach außen befördert wurde. Allmählich fiel die Funktion der Wasserausscheidung mehr und mehr einem besonderen Leibeshöhlenabschnitt zu, der sich allmählich zum MALPIGHI'schen Körper der Vorniere, im Laufe der Weiterentwickelung des Wirbeltierstammes zu den segmental abgeschnürten MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere umbildete. Doch war die übrige Leibeshöhle zunächst von der Teilnahme an der anfangs auch ihr zufallenden Funktion noch nicht völlig ausgeschlossen, wie die offenen Peritonealtrichter der Coecilien- und Reptilien-Vorniere, der Selachier- und Amphibien-Urniere beweisen.

Allmählich wird die Wasserausscheidung mehr und mehr das Monopol der MALPIGHI'schen Körper, und die übrige Leibeshöhle wird von dieser Funktion ganz ausgeschlossen. Dies dokumentiert sich dadurch, daß sich sekundär die Außentrichter rückbilden, beziehentlich gar nicht mehr angelegt werden. Die Außentrichter vermissen wir an den Vornieren der Teleostier, Urodelen und Anuren, an den Urnieren der Cyclostomen, Ganoiden, Teleostier und Amnioten. Daß der Verlust derselben eine sekundäre Erscheinung ist, wird am schlagendsten durch Accipenser bewiesen, an dessen Urniere zunächst ontogenetisch ein deutlicher Außentrichter für jedes MALPIGHI'sche Körperchen angelegt, nachträglich aber rückgebildet wird (FÜRBRINGER, 12, p. 59).

Es ist klar, daß der eben geschilderte Vorgang, der gänzliche Ausschluß der offenen Leibeshöhle von der Funktion der Wasserausscheidung infolge der Rückbildung der Außentrichter sich verschiedene Male unabhängig von den Urnieren verschiedener Wirbeltierklassen entwickelt hat, denn wir können unmöglich die Cyclostomen, Ganoiden und Teleostier, Amnioten genetisch miteinander verknüpfen und ihre Organisationsverhältnisse mit Überspringen der Selachier und Amphibien direkt aufeinander beziehen.

Hier möchte ich nochmals darauf aufmerksam machen, daß

auch inbetreff der Außentrichter die Urniere der Cyclostomen abgeänderte, nicht primitive Zustände erkennen läßt. Durch den sehr übersichtlichen Bau der Urniere der Myxinoiden ist man bisher häufig verführt worden, in diesem Organ das Prototyp einer Craniotenniere zu erblicken. In Wahrheit ist an der Urniere von Myxine nur eins primitiv: die streng segmentale Anordnung der Urnierenkanälchen und ihrer Malpighi'schen Körperchen. Dagegen ist der Verlust der Außentrichter der Urniere und die gänzliche Rückbildung der Beziehung zwischen Exkretions- und Genitalsystem auf sekundäre Veränderungen zurückzuführen, die das Urogenitalsystem der Cyclostomen als ein wenig primitives, hochgradig abgeändertes erscheinen lassen.

An den Verlust der Außentrichter knüpft sich noch eine weitere Veränderung der Strukturverhältnisse der Nieren, deren physiologische Ursache ebenfalls, wie ich glaube, nachweisbar ist: es ist der Verlust der Wimperung.

An den Urnieren sämtlicher Vertebraten, welche keine Außentrichter besitzen, ist im ausgebildeten Zustande die Wimperung verloren gegangen. Selbst der Innentrichter wimpert nicht mehr und ist aus diesem Grunde als Trichter nicht mehr kenntlich und als solcher auch bisher nicht erkannt worden. Die Bewegung der Flüssigkeit innerhalb des Systems erfolgt nur noch mittelst des Sekretionsdrucks. Solange das System nicht geschlossen ist, sondern frei mit der Leibeshöhle kommuniziert, deren Inhalt sehr wechselnden Druckverhältnissen unterworfen ist (Druck von außen, Kontraktion und Erschlaffung der Rumpfmuskulatur), muß die Richtung des Flüssigkeitsstroms durch die Wimperung reguliert werden, die ein Rückströmen der Flüssigkeit in die Leibeshöhle zu verhindern hat. Sobald das System gegen die Leibeshöhle hin geschlossen ist, kann der Sekretionsdruck nur noch in einer Richtung, nämlich gegen den weiten, nach außen geöffneten Vornierengang hin wirken, die Wimperung wird überflüssig und wird beseitigt.

An den Innentrichtern mancher Vornieren erhält sich häufig die Wimperung, auch wenn die Außentrichter in Wegfall gekommen sind. Wir müssen aber bedenken, daß wir jene Vornieren stets nur im Embryonalleben untersuchen können, auch die Druckverhältnisse im einheitlichen Malpighi'schen Körper der Vorniere andere sind, als in den in kleine Teilstücke zerfallenen Malpighischen Körperchen der Urniere.

Sekundäre Veränderungen treten endlich noch an der Neben-

niere (interrenales Organ) auf. Eine Nebenniere ist bisher nur nachgewiesen bei Selachiern, Amphibien und Amnioten. Bei Cyclostomen, Ganoiden und Teleostiern wird sich, wie kaum zu bezweifeln ist, durch eine hierauf gerichtete Untersuchung ein Äquivalent der Nebenniere auffinden lassen, möglicherweise in einer durch Umwandlung in Lymphgewebe hervorgerufenen Modifikation. Hier kann allein eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung Klarheit schaffen. Van Wijhe (21, p. 500) macht darauf aufmerksam, daß der von Wenckebach (47) und Ziegler (53) bei Teleostiern unter der Aorta beschriebene Strang nach Lage und Entstehung unserm Organ sehr ähnlich sei.

Bemerkenswert sind die Beziehungen, die die Nebenniere zu einem Organ gewinnt, das aus dem Sympathicus hervorgeht: dem suprarenalen Organ. Bei Selachiern (Leydig, 22, 23, Semper, 40, Balfour, 3, 5) wird das suprarenale Organ durch eine paarige Reihe segmentaler Körperchen gebildet, die längs der Wirbelsäule den Aortenästen anliegen. Sie hängen mit den sympathischen Ganglien zusammen, und Balfour (3) hat den entwickelungsgeschichtlichen Nachweis geführt, daß sie aus ihnen hervorgehen. Jedes Körperchen besteht aus echten sympathischen Ganglienzellen und aus bedeutend kleineren, unregelmässig cylindrischen oder auch polygonalen Zellformen, die wahrscheinlich als Abkömmlinge der Ganglienzellen anzusehen sind.

Beziehungen dieser Suprarenalkörper zu der bei Selachiern bald zu einem unpaaren Strange verschmelzenden Nebenniere sind bei dieser Tiergruppe noch nicht nachgewiesen worden. Dagegen treten bei Amphibien (siehe oben p. 130) und bei Amnioten (Braun, 19, Hoffmann, 18, Mitsukuri, 28), die Suprarenalkörper mit den Nebennieren in Beziehung, indem sie sich denselben an- oder auch einlagern. Besonders die Säugetiere sind dadurch ausgezeichnet, daß bei ihnen die Suprarenalkörper vom interrenalen Organ (unserer Nebenniere) ganz umschlossen werden.

Die meisten Autoren sind der Ansicht, daß die Rindenschicht des komplexen Organs, das wir bei Säugern, als „Nebenniere" bezeichnen, vom interrenalen Organ, die Markschicht vom suprarenalen Organ (Sympathicus) gebildet wird. Indessen ist es noch fraglich, ob die gesamte Markschicht vom Sympathicus herstammt.

Bei Säugern ist die Nebenniere nebst ihrer aus dem Sympathicus stammenden Beimengung zu einem Paar einheitlicher Körper zusammengeballt, die den Nieren anliegen. Es finden sich

außerdem „accessorische oder versprengte Nebennieren“ in der Nähe des Ovariums und Epoophorons der Venenstämme, (MARCHAND, 24, CHIARI, Zeitschrift für Heilkunde, Bd. V, p. 444), in der Nähe der Epididymis (ROTH), im Plexus pampiniformis (WEILER, Diss. Kiel, 1885), im ganzen Verlaufe der Vena spermatica, im Verlaufe der Vena suprarenalis. Beim Kaninchen ist die rechte Nebenniere untrennbar mit der Vena cava verwachsen und durchsetzt oft die Wand derselben (STILLING). In allen diesen Fällen bestehen die accessorischen Nebennieren ausschließlich aus Rinde, bloß dann, wenn sich die Versprengung in unmittelbarer Nähe der Hauptmasse der Nebenniere findet, ist auch Marksubstanz beigemischt. Sehr bemerkenswert ist es, daß sich auch bei den Säugetieren, wie gerade aus der Lage jener Versprengungen deutlich wird, die innigen Beziehungen zum Venensystem erhalten haben, die uns bei Anamniern (vergl. p. 129, Fig. 52 b) und Reptilien entgegentraten.

#### 4. Beziehungen des Exkretions- zum Venensystem.

Mit der Ausbildung und Weiterdifferenzierung des Exkretionssystems der Cranioten gehen Veränderungen im Venensystem des Wirbeltierkörpers Hand in Hand, auf die ich hier kurz hinweisen möchte. Aus den Untersuchungen von BALFOUR (3) und P. MAYER (25) über die Gefäßentwickelung der Elasmobranchier und aus den vergleichenden Untersuchungen über Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische von HOCHSTETTER (16) geht hervor, daß ursprünglich der Hauptvenenstamm des Rumpfes bei Cranioten eine zunächst paarige Vena subintestinalis ist, die ventral vom Darm verlaufend und im Hinterende des Körpers als Vena caudalis beginnend das Blut des hinteren Körperabschnittes dem Herzen zuführt.

Die Vorniere bezieht ihr arterielles Blut nach RÜCKERT (34, p. 239) zunächst aus Darmgefäßen der Aorta (PAUL MAYER's „Quergefäße“, die Aorta und Vena subintestinalis verbinden). In gleichem Schritt mit der Weiterentwickelung der Vorniere sehen wir nun in ihrem Bereich Venenplexus entstehen, die von Venen des Körperstammes gespeist werden, die Vornierenkanälchen und den Vornierengang umspülen und selbständig ins Herz oder in die Vena subclavia einmünden.

Überall da, wo die Vorniere gut ausgebildet ist, gelangt ein solcher Venenplexus, kein einheitlicher Venenstamm zur Ausbildung.

Die Ausbildung eines einheitlichen, zunächst natürlich paarigen Längsstammes scheint durchaus an die höhere Entfaltung des Exkretionssystems, nämlich an das Auftreten der zweiten Generation von Exkretionskanälen (Urniere) und die Umbildung der Vorniere zur Nebenniere geknüpft zu sein. Der Venenplexus des rudimentär werdenden Vornierengebiets liefert die paarigen Längsstämme der Venae cardinales posteriores, während sich im Urnierengebiet die Venenplexus erhalten und segmental in die neu gebildeten Längsstämme einmünden (Venae renales revehentes). Als zuführende Venen dienen nach wie vor Stammvenen, denen sich die Venae caudalis zugesellt, die sich vom Gebiet der Subintestinalvene losgelöst hat.

Es ist sehr interessant, daß bei Ichthyophis dieser Prozeß direkt zu verfolgen ist, da dort im Gebiet der wohlausgebildeten Vorniere, die zunächst in einen Venenplexus eingebettet liegt (Tafel II, Figur 4), mit der Umbildung des Malpighischen Körpers der Vorniere zur Nebenniere noch nachträglich ein medial gelegener Längsstamm gebildet wird (Tafel II, Figur 5).

Auch die merkwürdige Entstehungsart des Cardinalvenensystems bei Fischen und Amphibien (Hochstetter, 16) läßt sich von diesem Standpunkt aus leicht verstehen.

Die innigen Beziehungen der umgebildeten Vorniere (Nebenniere) zu den venösen Längsstämmen (Venae cardinales post.) bei Fischen, Urnierenteil der Vena cava inf. bei Amphibien erhalten sich dauernd.

Die beiden paarigen Längsstämme beginnen schon bei manchen Fischen (Selachier) häufig in ihrem proximalen Abschnitt zu verschmelzen. Stets ist diese Verschmelzung bei Amphibien und Amnioten durchgeführt.

Die Verbindung des unpaaren Längsstammes der Kardinalvenen mit der zur Lebervene gewordenen Subintestinalvene führt zur Hohlvenenbildung. Bei Rochen (Hochstetter, 16, p. 167) ist dieselbe angedeutet, bei Amphibien durchgeführt. Ein Übergangsglied bilden die Coecilien, bei denen sich zwar schon eine sehr bedeutende Kommunikation der unpaaren Cardinalvene (Urnierenteil der Hohlvene) mit der Lebervene ausgebildet hat, das ursprüngliche Verhältnis aber insofern persistiert, als nicht das gesamte Nierenblut durch diese neuentwickelte Kommunikation abfließt, sondern die ursprüngliche Fortsetzung des Längsstammes

der Cardinalvenen (RATHKE's vordere Nierenvene) sich darüber hinaus nach vorn fortsetzt, um rechterseits mit der Vena jugularis dextra und der hinteren Hohlvene zusammen zu münden.

Bei den übrigen Amphibien verschwindet mit dem vordersten Urnierenabschnitt auch jene vordere Nierenvene und das gesamte venöse Nierenblut vereinigt sich mit dem Darm- und Lebervenenblut im gemeinsamen Stamme der Vena cava inferior.

## Vergleichung des Urogenitalsystems der Cranioten mit demjenigen der Acranier und der Wirbellosen.

Das Urogenitalsystem aller Cranioten ließ sich auf folgenden sehr einfachen Grundtypus zurückführen. Eine Reihe metamer geordneter Kanälchen führt von der Leibeshöhle in einen retroperitoneal gelegenen Längskanal (Vornierengang), der zusammen mit dem der anderen Seite am Analpol ausmündet. Gegenüber von den peritonealen Mündungen der segmental angeordneten Kanälchen kommen die Geschlechtsorgane zur Entwickelung, in ihrer allerersten Anlage segmental, das heißt an der Grenze zwischen segmentierter und unsegmentierter Leibeshöhle. Später verwischt sich die segmentale Anordnung der Geschlechtsorgane vollständig.

Die Geschlechtsprodukte werden von den metameren Vornierenkanälchen in den Längskanal (Vornierengang) befördert, wenigstens beim männlichen Geschlecht. Beim weiblichen Geschlecht wird dies Verhältnis sekundär geändert und die Geschlechtsprodukte gelangen wahrscheinlich durch Vermittelung eines besonderen Vornierenkanälchens in den Vornierengang oder in ein Spaltprodukt desselben, den MÜLLER'schen Gang.

Vornierengang, Vornierenkanälchen und Geschlechtsorgane haben sich ursprünglich durch die ganze Leibeshöhle hindurch erstreckt. Bei den Cranioten reicht die Leibeshöhle proximalwärts nur bis an die Kiemenregion heran. Das Urogenitalsystem der Cranioten dehnt sich also vom Ende der Kiemenregion bis zum Analpol hin aus. Ebensowenig wie die Leibeshöhle im ausgebildeten Zustande reicht es aber bei Cranioten jemals in die Kiemenregion hinein.

Es fragt sich nun, ob ein nach gleichem Plane gebautes Urogenitalsystem bei niederen Formen, vor allem bei solchen gefunden wird, die wir genetisch mit den Cranioten in Beziehung setzen können.

Natürlich kommen hier in erster Linie die Acranier in Be-

tracht, die in den weitaus meisten Zügen ihres Baues und ihrer Entwickelung eine ursprüngliche, nicht durch Rückbildungen hervorgerufene Einfachheit erkennen lassen, während allerdings ein unvollkommener Bau oder Mangel gewisser Organe (vor allem der höheren Sinnesorgane) offenbar durch Rückbildung bei dem einzigen lebenden Vertreter dieser Wirbeltierklasse entstanden ist.

Das Exkretionssystem des Amphioxus war lange Zeit hindurch unbekannt, obgleich man stets mit Eifer nach ihm gesucht hat. Erst im vorigen Jahre (1890) wurde es unabhängig von zwei Forschern aufgefunden; von Boveri (17) und von Weiss (44).

Beide Untersucher fanden segmentale Röhrchen, die vom Peribranchialraum zur Leibeshöhle verlaufen. Die Mündungen in den Peribranchialsaum liegen neben den sekundären Kiemenstäbchen; die primären Stäbchen werden übersprungen. Weiss blieb darüber in Zweifel, ob sich die Kanäle in das Cölom öffnen; Boveri giebt mit Bestimmtheit an, daß jedes Kanälchen mit mehreren Öffnungen in die Leibeshöhle einmündet. Auch teilt Boveri mit, daß die Kanäle vom kubischen Flimmerepithel ausgekleidet sind.

Die beschriebenen Organe stehen nach Boveri in einer sehr auffallenden Beziehung zum Blutgefäßsystem. „Die Kiemengefäße, welche als einfache, ziemlich enge Röhrchen durch die Kiemenstäbchen zur Aorta verlaufen, schwellen genau in jenem Bereich, wo sie an der medialen Seite der Segmentalröhrchen vorbeiziehen, nicht nur sehr beträchtlich an, sondern erhöhen den Blutreichtum dieser Stellen noch durch die Bildung von Anastomosen."

„Die Segmentalröhrchen erstrecken sich über den ganzen Kiemendarm vom vordersten bis zum hintersten Ende, aber nicht darüber hinaus."

Weiss sowohl wie Boveri halten diese Kanälchen für Homologa der Vornierenkanälchen der Cranioten. Während sie aber Weiss für „very typical segmental organs devoid of any connecting duct"[1]) erklärt, erblickt Boveri im Peribranchialraum diesen verbindenden Längskanal, ein inkompletes Homologon des paarigen Vornierenganges der Cranioten.

Nehmen wir mit Boveri an, daß der unpaare Peribranchialraum des Amphioxus den paarigen Vornierengängen der Cranioten allgemein homolog, das heißt aus einer Bildung hervorgegangen ist, aus der sich bei dem Craniotenzweige die Vornieren-

1) *Im Original* nicht gesperrt gedruckt.

gänge entwickelt haben, so würde Amphioxus in der That im großen und ganzen ein Exkretionssystem besitzen, wie wir es als den Urtypus des Urogenitalsystems der Cranioten aus deren vergleichender Anatomie und Entwicklung heraus ganz ohne Rücksicht auf die Verknüpfung mit niederen Zuständen ermittelt und aufgestellt haben (p. 170).

Einige nicht unwesentliche Abweichungen von jenem Grundtypus zeigt Amphioxus; auch in jenen Abweichungen sind wie überall bei diesem Geschöpf sehr primitive mit sekundär stark abgeänderten Charakteren vermischt. Sie betreffen im wesentlichen die Ausdehnung des Exkretions- und Genitalsystems und ihr gegenseitiges Verhältnis zu einander.

Bei Cranioten fanden wir das Urogenitalsystem ebenso wie die unsegmentierte Leibeshöhle auf die hinter den Kiemen gelegene Region beschränkt. Bei Amphioxus erstreckte sich Leibeshöhle, Harn- und Geschlechtsorgane nach vorn durch die ganze Kiemenregion hindurch. In dieser Eigentümlichkeit von Amphioxus sehe ich einen sehr primitiven Charakter. Die Entwickelungsgeschichte der Cranioten zeigt mit größter Deutlichkeit, daß auch bei ihnen das Coelom ursprünglich ebensoweit nach vorn gereicht hat, als bei Amphioxus. Die Abwesenheit der Leibeshöhle und mit ihr der Harn- und Geschlechtsorgane bei Cranioten im Kiemenbereich ist auf eine sekundäre Rückbildung zurückzuführen.

Eine bedeutsame Eigenart, die ich für eine durchaus sekundäre Erscheinung halte, zeigt seinerseits Amphioxus darin, daß seine Geschlechtsprodukte nicht durch die Vornierenkanälchen in den Längskanal (Peribranchialraum) entleert werden, sondern daß sie durch periodisches Bersten der trennenden Wandung (die aus den aneinandergelegten Epithelien des Cöloms und des Peribranchialraums besteht) in den Peribranchialraum gelangen.

Diese Art der Entleerung der Geschlechtsprodukte bei Amphioxus ist sicherlich nicht die ursprüngliche. Auch bei den Acraniern dienten meiner Ansicht nach ursprünglich die Vornierenkanälchen dieser Funktion. Veränderungen, die das gleiche Ziel anstreben, d. h. das Exkretionssystem von der Funktion der Ausleitung der Geschlechtsstoffe entlasten, sahen wir in mannigfacher Weise auch bei den Cranioten sich anbahnen. Emanzipieren sich doch bei allen Cranioten die weiblichen und in verschiedenen Gruppen auch die männlichen Geschlechtsorgane (Cyclostomen, Teleostier) mehr oder weniger vom Exkretionssystem, so daß ein nur sehr modifizierter oder gar kein Durchtritt der Keimstoffe durch die

Exkretionskanäle mehr erfolgt, und für die Entleerung der ersteren neue Wege gewählt werden.

Boveri hat in der vorläufigen Mitteilung, in der er seine Entdeckungen und die darin geknüpften Folgerungen kurz auseinandersetzt, die Ansicht ausgesprochen, daß der bei Amphioxus periodische segmentale Durchbruch der Genitaldivertikel in den Längskanal bei den Cranioten zu einer dauernden direkten Verbindung würde, und daß sich aus gewissen Abschnitten der Genitaldivertikel und aus den neu entstandenen Verbindungskanälen zwischen ihnen und dem Längskanal die Urnierenkanälchen der Cranioten entwickelten.

In diesem einen Punkte kann ich mich mit den sonst so vortrefflichen Darlegungen Boveri's nicht einverstanden erklären, Ich halte diese Auffassung der Urnierenkanälchen für widerlegt durch den im vergleichenden Teil der vorliegenden Arbeit versuchten und, wie ich hoffe, geführten Nachweis: daß die Urnierenkanälchen nichts als die zweite Generation von Exkretionskanälchen sind; daß sie aus Vornierenkanälchen durch Abspaltung hervorgegangen sind, wie ihre Malpighi'schen Körper durch Abspaltung aus dem Malpighi'schen Körper der Vorniere; daß endlich die Geschlechtsprodukte zunächst durch die Vorniere, erst nach deren Umbildung zur Nebenniere durch die zweite Generation, also die Urniere entleert wurden und daß nur durch diesen Entwickelungsgang der Zusammenhang zwischen Keimdrüsennetz, Nebenniere und Malpighi'schen Körperchen der Urniere erklärt wird.

Für weitere sekundäre Abänderungen bei Amphioxus halte ich die geringe Ausdehnung des unpaaren Längskanals (sogenannten Peribranchialraums) und mit ihm der unsegmentierten Leibeshöhle und der Geschlechtsorgane nach hinten und besonders die noch weitergehende räumliche Einschränkung der Exkretionskanälchen auf den vorderen Körperabschnitt, so daß sie über die Kiemengegend hinaus nicht weiter nach hinten reichen.

Die Berechtigung, die Vornierengänge mit Teilen des Peribranchialraums zu vergleichen, will ich hier nicht erörtern. Boveri hat in Aussicht gestellt, daß er diesen seinen Gedanken ausführlich begründen werde, und ich für meinen Teil zweifle nicht, daß ihm der Beweis gelingen wird. [1])

---

1) Ich gehe deshalb auch nicht auf die Fragen ein, die sich an die Erscheinung knüpfen, daß sich bei der Bildung der Vornierengänge *das Ekto*derm mitzubeteiligen scheint.

Wenn es demnach glücken sollte, den Grundtypus des Urogenitalsystems der Cranioten in teilweise primitiverer Form (Außendehnung nach vorn über die ganze Kiemenregion), teilweise sekundär abgeändert (Ableitung der Geschlechtsprodukte ohne Vermittelung der Exkretionskanälchen), bei Amphioxus wiederzufinden, so würden wir genötigt sein, auch für das Urogenitalsystem der Vertebraten die Anknüpfung an niedere Formen durch Amphioxus als vermittelndes Bindeglied zu suchen.

Je genaueren Einblick wir in die Organisation und Entwickelung der Cranioten einerseits, des Amphioxus andererseits erlangt haben, um so klarer hat sich die Auffassung bestätigt, daß Amphioxus ein Ueberbleibsel der Stammgruppe der Cranioten ist, allerdings ein in vielen Beziehungen einseitig entwickeltes, ja rückgebildetes.

Ich glaube, es wäre heutzutage noch viel weniger schwierig, das nachzuweisen als früher, wenn man jedes einzelne Organsystem nach Entwickelung und Bau bei Acraniern und Cranioten durchvergleicht. Durch die Entdeckung von Boveri und Weiss ist es möglich geworden, diesen Nachweis auch für das Exkretionssystem zu führen, das bis dahin die größten Schwierigkeiten bot. Gleichzeitig werden wir wahrscheinlich demnächst durch Boveri die fremdartigste Bildung des Amphioxus, den Peribranchialraum seiner Eigenart entkleidet sehen und werden in ihm eine auch bei den Cranioten vorhandene, aber anders weiter entwickelte Bildung zu erblicken haben.

Diejenigen, welche geneigt sind, die Vertebraten von Anneliden abzuleiten, haben demnach heutzutage keineswegs mehr das Recht, den für diese Ableitung höchst unbequemen Amphioxus einfach aus dem Wege zu räumen, indem sie entweder seine Wirbeltiernatur ganz in Abrede stellen oder ihn lediglich für einen degenerirten Fisch erklären. Wenn überhaupt mit Vertebraten, sind die Anneliden in erster Linie mit Amphioxus zu verknüpfen, und es ist zunächst dieser Forderung Genüge zu thun, ehe von einer Annelidenabstammung der Vertebraten gesprochen werden darf.

Wenn man allein das Urogenitalsystem der Anneliden und und ihre Leibeshöhle mit den entsprechenden Bildungen der Acranier vergleichen würde, könnte man bei der großen Ähnlichkeit dieser Bildungen leicht dahin gelangen, die sonstigen Hindernisse, die sich der Verknüpfung beider Typen entgegenstellen, zu unterschätzen. Zieht man aber sämtliche Organsysteme in Betracht, so kann nach meiner Ueberzeugung das Resultat nur das sein,

daß der Acraniertypus unmöglich von Formen mit einigermaßen ausgeprägtem Annelidencharaktern abgeleitet werden kann. Das bedarf keiner weiteren Ausführung und wird wohl auch von denen zugestanden werden, die geneigt sind, die Chordaten mit Beiseiteschiebung des Amphioxus von Anneliden abzuleiten.

Im Bau der Leibeshöhle und der Harn- und Geschlechtsorgane zeigen Chordaten und Anneliden eine ziemlich weit gehende Übereinstimmung. Handelt es sich hier um eine bloße Konvergenzerscheinung? Diese Frage ist kaum zu beantworten, ehe sich nicht über die Bedeutung des Cöloms die Ansichten mehr geklärt haben. Der von Hatschek geäußerte Gedanke, „die sekundäre Leibeshöhle verhalte sich wie die Höhle der Geschlechtsdrüsen der niederen Formen,“ wurde neuerdings von E. Meyer (26) wieder aufgenommen und besonders für Anneliden weiter ausgeführt. Auch für Wirbeltiere hat die Annahme viel verlockendes, die Cölomsäcke für Keimschläuche zu halten, die sich segmental gliedern und zu Ursegmenten werden. Letztere entleeren ihr Sekret durch segmentale Öffnungen, die Vornierenkanälchen, nach außen, das heißt in den Peribranchialraum des Amphioxus, den sekundär nach innen gelangten Vornierengang der Cranioten.

Die Wandung der in Ursegmente zerfallenen Keimschläuche liefert nun nicht allein Keimepithel, sondern auch Muskeln, Bindegewebe etc. Die ventralen Abschnitte der Ursegmenthöhle verschmelzen durch Schwund der trennenden Wände zu einem einheitlichen Hohlraum, dem Seitenplattencölom, das bei Amphioxus seine Segmentation in der Ontogenie erst nachträglich verliert, bei den Cranioten gleich unsegmentiert angelegt wird. Die segmentalen Ausführgänge der segmentalen Genitalfollikel oder Ursegmente übernehmen neben ihrer ursprünglichen auch noch exkretorische Funktion, sie werden zu Vornierenkanälchen. Dieselben haben wohl keinerlei Beziehung zu den primordialen, unsegmentierten Exkretionsorganen, die nichts mit der Keimdrüse zu thun haben und durch die Ausbildung des neuen Exkretionssystems zum Schwinden gebracht werden.

Auf die Frage, ob die Vorfahren der Chordaten Hermaphroditen gewesen sind, läßt sich schwer eine bestimmte Antwort geben. Im Bau der Keimdrüsen und ihrer Ausführgänge liegt nichts, was dafür sprechen würde, diese Frage im bejahenden Sinne zu beantworten. Lange Zeit war ich geneigt, das Vorkommen eines rudimentären Keimdrüsennetzes bei den Weibchen der Cranioten für eine am besten durch Hermaphroditismus zu erklärende

Erscheinung zu halten. Ich glaube aber, daß sich dieses Vorkommen viel wahrscheinlicher dadurch erklären läßt, daß ursprünglich die weiblichen Geschlechtsprodukte in ganz derselben Weise entleert wurden, als die männlichen. Das Vorhandensein der MÜLLER'schen Gänge beim Männchen ist wohl ebenso als ein Sexualcharakter anzusehen, der sich von dem einen Geschlecht auf das andere übertragen hat, wie das Vorkommen von Brustwarzen bei männlichen Säugetieren.

Echter Hermaphroditismus scheint gelegentlich in allen Wirbeltierklassen als Abnormität vorkommen zu können. Als normale Erscheinung findet er sich bei Myxinoiden (protandrischer Hermaphroditismus), manchen Fischen (Serranus, Chrysophrys) und in gewissem Sinne, wie es scheint, bei Kröten und Fröschen.

Durch derartige Vorkommnisse wird meines Erachtens nicht etwa bewiesen, daß die spezielleren Stammformen der Chordaten Hermaphroditen gewesen sind, sondern es dokumentiert sich dadurch nur die Thatsache, daß die Keimdrüse aller Metazoen in ihrer ersten Anlage hermaphroditisch ist, und in allen Metazoenstämmen (nicht nur bei den Wirbeltieren) gelegentlich, sei es normal bei gewissen Arten und Gattungen, sei es als Abnormität bei Individuen eigentlich gonochoristischer Arten, in den ursprünglichen Zustand zurückschlagen kann.

---

## Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf Ichthyophis glutinosus.

### Tafel I.

Rekonstruktionen der Vorniere und des Anfangs der Urniere in 3 aufeinanderfolgenden Stadien. In den Längenverhältnissen nicht schematisch, dagegen durch Ausbreiten der Teile in eine Ebene und durch Zeichnung der Kanäle als Linien schematisiert.

Figur 1. Jüngstes Stadium (Embryo mit Kiemenknötchen ohne Fiederchen). Rekonstruktion aus 180 Schnitten einer Serie.

Figur 2. Etwas älteres Stadium. Rekonstruktion aus 150 Schnitten.

Figur 3. Vorniere und Anfang der Urniere eines Embryos mit Kiemenfiederchen.

### Tafel II.

Figur 4a—c. Ansichten von Totalpräparaten der Vorniere und des Anfangs der Urniere bei 50-facher Vergrößerung. Die abgeschnürte Leibeshöhle in den Malpighi'schen Körpern der Vorniere und Urniere ist mit gelber Farbe, die Nebenniere mit brauner Farbe bezeichnet.

Figur 4a. Vorderende des Exkretionssystems eines Embryos mit Kiemenfiederchen.

Figur 4b. Vorderende des Exkretionssystems einer ganz jungen Larve.

Figur 4c. Vorderende des Exkretionssystems einer Larve im Übergang zum ausgebildeten Tier.

### Tafel III.

Figur 5. Körperliche Rekonstruktion eines Vornierenkanälchens mit Außen- und Innentrichter. Embryo mit Kiemenknötchen. Rekonstruktion aus 15 Schnitten.

Figur 6a—d. Körperliche Rekonstruktion eines Urnierenkanälchens aus 20 Längsschnitten und Darstellung derselben in 4 längsgeführten Dickschnitten. Wenn man den Ziffern 1—22 folgt, so durchläuft man die Windungen des Urnierenkanälchens. Embryo mit Kiemenfiederchen.

Figur 7. Querschnitt durch den Malpighi'schen Körper der Vorniere im ersten Drittel der letzteren. Um sowohl Aussen- wie Innentrichter auf einem Schnitt darzustellen, sind drei aufeinanderfolgende Schnitte übereinander gezeichnet worden. Vergr. 145.

Fig. 8a—c. Querschnitte durch drei aufeinanderfolgende Entwickelungsstadien der Malpighi'schen Körperchen der Urniere. In Figur 8b sind die Trichter nicht mitgetroffen. Vergr. 145.

**Tafel IV und V.**

Querschnitte durch verschiedene Rumpfsegmente eines Embryos im Kiemenknötchenstadium. Sämtliche Schnitte sind so gelegt, daß sie die Mitte der Ursegmente treffen. Die Schnitte steigen vom hinteren Ende des Embryos zum vorderen an, so daß sie nacheinander immer ältere Entwickelungsstadien der Ursegmente und Nephrotome zur Darstellung bringen. Vergr. 145.

Figur 9. Ursegmenthöhle noch ungeteilt. Als Kontaktstelle ist die Stelle bezeichnet, an der sich die unsegmentierte Leibeshöhle der Seitenplatten von der Leibeshöhle des Ursegments abgeschnürt hat. Die Epithelien beider Cölomteile bleiben hier in dauerndem Kontakt.

Figur 10 und 11. Teilung der Ursegmenthöhle durch eine Scheidewand.

Figur 12. Abschnürung des Nephrotoms vom Myotom und Sklerotom vollendet. Die Kontaktstelle ist durch zwischengelegtes Bindegewebe in zwei gesonderte Berührungspunkte, den Kontakt a und b, zerfallen.

Figur 13 und 14. Aus den beiden Kontakten sind Epithelstränge geworden, da das Nephrotom dorsalwärts vom Peritoneum abgerückt ist. Kontakt a stellt die strangförmige Anlage des Außentrichters des Urnierenkanälchens, Kontakt b den Segmentalstrang dar, der sich in Sexual- und Nebennierenstrang teilt. Der letztere zieht zur Nebenniere, die sich von der Umschlagsstelle des Peritoneums (Figur 9—12) abgelöst hat und retroperitoneale Lage erhalten hat. Der Sexualstrang zieht zum Peritoneum, in welchem an dieser Stelle gewisse Zellen sich als Urkeimzellen bemerklich machen.

Figur 15. Querschnitt durch das zweitoberste Urnierensegment.

Figur 16. Querschnitt durch das oberste Urnierensegment. Urniere als dorsaler Teil der Vorniere kenntlich, die hier als solche im Gegensatz zu Figur 15, wo sie noch als Nebenniere bezeichnet wurde, deutlich hervortritt.

Figur 17 und 18. Das nächsthöhere Segment, das nur noch Vorniere, keine Urniere mehr enthält. Außen- und Innentrichter der Vorniere.

**Tafel VI, VII, VIII.**

Schnitte durch Vor- und Urniere von Embryonen im Kiemenfiederchenstadium.

Tafel VI und VII. Querschnitte (ausgenommen den Längsschnitt Figur 20), absteigend vom unteren Teil der Vorniere durch das Gebiet, das zusammen Vorniere und Urniere enthält, bis dahin, wo nur noch Urnierenkanälchen existieren, der Malpighi'sche Körper der Vorniere aber in Nebenniere umgewandelt ist. Vergr. 130.

Tafel VI, Fig. 19 a und b. Querschnitt durch Vorniere im unteren Drittel. Dadurch, daß die oberen Glomeruli schief absteigend nach vorn über die unteren herübergezogen werden, sieht man auf den Querschnitten des unteren Teils der Vorniere innerhalb des Malpighi'cshen Körpers zwei hintereinander gelegene Glomeruli (vergl. den Längsschnitt durch den Malpighi'schen Körper Figur 20). Figur 19 a Aussentrichter, Figur 19 b Innentrichter sichtbar.

Figur 20. Längsschnitt durch den unteren Abschnitt des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere und seine Fortsetzung in Nebenniere. Der MALPIGHI'sche Körper beginnt eben sich rückzubilden, beziehentlich sich in Nebenniere umzuwandeln.

Figur 21. Querschnitt durch Vorniere. Doppelte Innentrichter. (Vergl. den Text p. 106.)

Fig. 22. Auftreten eines MALPIGHI'schen Körperchens der Urniere dorsal hinter den Kanälchen und dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere.

Tafel VII, Fig. 23, 24, 25. Weitere Rückbildung der Vorniere. Übergang ihres MALPIGHI'schen Körpers in Nebenniere (vergl. Figur 20, Tafel VI).

Figur 26. Vorniere bis auf den in Nebenniere umgewandelten MALPIGHI'schen Körper völlig rückgebildet.

Tafel VIII.

Figur 27. Querschnitt durch den Rumpfteil, der nebeneinander Vorniere und Urniere enthält, bei einem anderen Embryo. MALPIGHI-sches Körperchen der Urniere hier mehr lateral von dem der Vorniere, als bei dem Embryo Figur 22.

Figur 28. Querschnitt durch Urniere mit ihren typischen Bestandteilen in der vorderen Rumpfgegend, wo keine Keimfalte zur Entwickelung kommt.

Figur 29. Querschnitt durch Urniere in der Mitte des Rumpfes. Keimfalte. Links in der Figur geht ein Segmentalstrang vom MALPIGHI'schen Körperchen aus und teilt sich in Nebennieren und Sexualstrang.

Figur 30. Querschnitt, der das Auswachsen der knospenartigen Anlage des Urnierenkanälchens zweiter Ordnung aus dem MALPIGHI-schen Körperchen erster Ordnung zeigt. Man sieht, wie der Knospe eine Ausstülpung des Vornierenganges entgegenwächst.

Figur 31. Längsschnitt, der die Entstehung des Urnierenkanälchens II. Ordnung zeigt.

## Tafel IX und X. Indifferente Anlage der Keimdrüse. Weibliche Geschlechtsorgane.

Tafel IX.

Figur 32a b c. Erste Anlage des MÜLLER'schen Ganges und zwar seines proximalen Teils, der zuerst entsteht. Reicht proximalwärts über die Vorniere hinaus, wie die rechte Seite von Fig. 32a zeigt. Embryo mit Kiemenfiederchen. Vergr. 145. Figur 32b zeigt den Tubenwulst der linken Seite 6 Schnitte über Figur 32a oben, wo sich das vom Ostium abdominale her im Tubenwulst allmählich nach abwärts entwickelnde Lumen zeigt.

Figur 32c. 4 Schnitte über 32b. Ostium abdominale.

Figur 33. Querschnitt durch indifferente Anlage der Keimdrüse. MÜLLER'scher Gang noch ohne Lumen. Embryo mit Kiemenfiederchen. Vergr. 145.

Fig. 34. Querschnitt durch MÜLLER'schen Gang in der Rumpfmitte einer sehr jungen weiblichen Larve. Vergr. 145.

Figur 35. Oberflächenansicht des geschlechtlich noch indifferenten Keimepithels einer ganz jungen Larve. Urkeimzellen und Keimzellennester. Vergr. 240.

Fig. 36. Urkeimzellen und Keimzellennester aus dem Ovarium einer Larve im Längsschnitt. Vergr. 240.

Figur 37. Längsschnitt durch jungen Eifollikel, ebendaher. Vergrößerung 240.

Figur 38a. Querschnitt durch ganz junges Ovarium. Vergr. 240.

Fig. 38b. Querschnitt durch etwas älteres Ovarium. Vergr. 240.

Figur 39. Querschnitt durch das gesamte Urogenitalsystem einer älteren Larve. Vergr. 16.

Figur 40. Querschnitt allein durch ein Ovarium einer älteren Larve. Vergr. 85.

**Tafel X.**

Totalansichten der weiblichen Keimfalte.

Figur 41. Oberflächenansicht des Keimepithels einer ganz jungen weiblichen Larve. Vergr. 240.

Figur 42. Oberflächenansicht des gesamten Urogenitalsystems einer älteren weiblichen Larve. Vergr. 10.

Figur 43. Keimdrüsennetz einer weiblichen Larve in Oberflächenansicht. Vergr. 23.

## Tafel XI und XII. Männliche Geschlechtsorgane.

**Tafel XI.**

Totalansichten der männlichen Geschlechtsorgane.

Figur 44. Oberflächenansicht des gesamten Urogenitalsystems einer männlichen Larve. Vergr. 10.

Figur 45. Oberflächenansicht des Keimdrüsennetzes einer männlichen Larve. Vergr. 50.

Figur 46. Oberflächenansicht des Centralkanals und des darüber liegenden Keimepithels bei einer jungen männlichen Larve. Vergr. 240.

Figur 47. Oberflächenansicht eines Hodenlappens einer älteren Larve. Vergr. 85.

**Tafel XII.**

Figur 48. Längsschnitt durch Hodenlappen einer Larve. Vergrößerung 240.

Figur 49a. Querschnitt durch das gesamte Urogenitalsystem einer männlichen Larve. Vergr. 16.

Figur 49b. Querschnitt durch Hodenlappen derselben Larve. Vergr. 240.

Figur 50. Querschnitt durch Hodenlappen eines ausgewachsenen Tieres. Vergr. 47.

Figur 51. Eine einzelne Ampulle dieses Hodens stärker vergrößert. Spermatogenese. Vergr. 115.

## Tafel XIII. Nebenniere.

Figur 52a. Querschnitt durch beide Nebennieren eines jungen Tieres. Topographie der Nebenniere in ihrer Lage zur Vena cava inferior und der Urniere. Nervöse Elemente der Nebenniere. Vergr. 50.

Figur 52b. Querschnitt durch Nebenniere eines älteren Tieres. Nierenvenen drängen sich auf ihrem Verlauf von der Urniere zur Vena cava inferior zwischen den Epithelballen der Nebenniere durch und umspülen sie. Vergr. 50.

Figur 53a. Oberflächenansicht der Nebennieren, die der Wandung der Vena cava inf. in unregelmäßiger Weise angelagert sind. Vergr. 50.

Figur 53b. Oberflächenansicht eines Nebennierenballens bei stärkerer Vergrößerung (145).

Figur 54. Querschnitt durch einen Nebennierenballen bei stärkerer Vergrößerung (245). Nervöse Elemente der eigentlichen Nebenniere angelagert.

### Tafel XIV.

Schematische Darstellung der Entwickelung des Urogenitalsystems bei Cranioten, dargestellt nach den Befunden bei Ichthyophis. Für die erste Entstehung der Vorniere sind die Mollier'schen Befunde bei Urodelen benutzt. Vgl. auch van Wijhe 51, Tafel XXXII. Die Myotome sind überall mit gelber die Nephrotome mit grüner, das Seitenplattencoelom mit blauer Farbe bezeichnet. Keimdrüse violett, Aorta und Glomeruli rot.

Figur 55, 56. Schematische Querschnitte durch eine Gegend, in der sich n u r Vorniere entwickelt. Figur 55 jüngeres Stadium, Figur 56 älteres Stadium, in dem der Malpighi'sche Körper sich vom übrigen Coelom abgeschnürt hat.

Figur 57, 58. Querschnitte tiefer unten durch eine Gegend, in welcher sich sowohl Vorniere als auch Urniere entwickeln. Figur 57 Malpighi'sche Körper noch nicht abgeschnürt, Urnierenanlage noch nicht in den Vornierengang durchgebrochen.

Figur 58 sind beide Vorgänge erfolgt.

Figur 59, 60. Querschnitte noch tiefer distalwärts durch eine Gegend, in welcher die Vorniere nur noch durch den Vornierengang und den zur Nebenniere umgewandelten Malpighi'schen Körper repräsentirt wird. Beide Figuren entsprechen älteren Stadien wie die vorhergehenden. In Figur 59 besteht noch ein unmittelbarer Kontakt zwischen Malpighi'schem Körperchen der Urniere, Nebenniere und Keimepithel. In Figur 60 sind Nebenniere und Malpighi'sches Körperchen der Urniere retroperitoneal nach hinten gerückt. Von der Keimdrüse führen die Sexualstränge, von der Nebenniere die Nebennierenstränge zu einem gemeinschaftlichen Stamme (Segmentalstrang), der dem Malpighi'schen Körperchen der Urniere aufsitzt.

Figur 61. Schematischer Längsschnitt.

61a (entspricht Querschnitt 56) Vorniere allein.

61b (mehr distalwärts, entspricht Querschnitt 58) Vorniere und Urniere zusammen.

61c (noch mehr distalwärts, entspricht Querschnitt 60) Nebenniere und Urniere.

Figur 62. Schematische Darstellung der Beziehungen des Keimdrüsennetzes zur Nebenniere und zum Malpighi'schen Körperchen der Urniere (vgl. d. Querschnitt Figur 60).

## Literaturverzeichnis.


1) F. M. Balfour, A preliminary account of the development of the Elasmobranch fishes. Quarterly Journal of microscop. science. 1874.
2) — On the origin and history of the genital organs of Vertebrates. Journal of Anatomy and Physiologie. Bd. 10, 1875.
3) — The development of the Elasmobranch fishes. Ibidem Bd. 11, 1876, Bd. 12, 1877.
4) — Handbuch der vergl. Embryologie. Uebersetzt von B. Vetter. Jena 1880.
5) — Über die Entwickelung und die Morphologie der Suprarenalkörper. Biol. Centralblatt 1881.
6) F. M. Balfour und W. N. Parker, On the structure and development of Lepidosteus. Phil. Transact. R. S. 1882 (Mem. Ed. Vol. I, p. 738).
7) Boveri, Über die Niere des Amphioxus. Münchener medizin. Wochenschrift 1890, No. 26.
8) M. Braun, Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien, Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut zu Würzburg. Bd. IV, 1877.
9) — Bau und Entwickelung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. V, 1882.
10) Bridge, Pori abdominales of Vertebrata. Journal of Anat. and Physiol. Bd. XIV.
11) J. T. Cunningham, On the Structure and Development of the Reproductive Elements in Myxine glutinosa L. Quarterly Journal of Microscop. Science. Vol. XXVII, 1887.
12) M. Fürbringer, Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morphol. Jahrbuch, Bd. 4, 1878.
13) C. Gegenbaur, Bemerkungen über die Pori abdominales. Morph. Jahrbuch, Bd. X, 1885.
14) A. Götte, Entwickelungsgeschichte der Unke. 1875.
15) — —, Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Tiere. 5. Heft. Entwickelung des Flußneunauges (Petromyzon fluviatilis). Erster Teil. Hamburg und Leipzig 1890.
16) F. Hochstetter, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XIII, 1888.

17) C. K. Hoffmann, Die Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. 44, 1886, p. 570.
18) — —, Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 1889.
19) Th. Huxley, On the oviduct of Osmerus; with remarks on the relation of the Teleostean with the Ganoid fishes. Proceed. Zool. Soc. Lond., 1883, p. 132.
20) Janosik, Bemerkung über die Entwickelung der Nebenniere. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 22. 1883.
21) Hector F. E. Jungersen, Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg.
22) Leydig, Rochen und Haie. 1851.
23) —, Anatom.-histolog. Untersuch. über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
24) Marchand, Über accessorische Nebennieren im Ligamentum latum. Archiv f. pathol. Anat., Bd. 92 Berlin 1883.
25) P. Mayer, Über die Entwickelung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei Selachiern. Mitteil. aus d. zool. Station zu Neapel, Bd. VII, 1887.
26) E. Meyer, Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. Biol. Centralblatt, Bd. X, 1890.
27) G. v. Mihalkovics, Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie, Bd. II, 1885.
28) Mitsukuri, On the development of the suprarenal Bodies in Mammalia. Quarterly Journal of Microscop. Science, Vol. 22.
29) S. Mollier, Über die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Archiv für Anatomie und Physiologie, Anatomische Abteilung, 1890, 3 und 4. Heft.
30) W. Müller, Über das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. IX, 1875.
31) F. Nansen, Protandric Hermaphrodite (Myxine glutinosa L.) amongst the Vertebrata. Bergens Museum Aarsberetning, T. 1, 2.
32) Rabl, Über die Bildung des Mesoderms. Anat. Anzeiger, Bd. 3, 1888, p 654.
33) H. Rathke, Bemerkungen über mehrere Körperteile der Coecilia annulata. Archiv für Anat. u. Physiol. von J. Müller, 1852, S. 334.
34) Johannes Rückert, Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Archiv für Anatomie und Physiologie, Anatomische Abteilung, 1888.
35) P. und Fr. Sarasin, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—86. II. Band. Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden 1887, 1888.
36) Adam Sedgwick, Development of the Kidney in its relation with

the Wolffian body in chick. Quarterly Journal of Micr. Science, Bd. 20, 1880, p. 146.

37) — —, On the development of the structure known as the „Glomerulus of the head-kidney“ in the chick. Quarterly Journal, Bd. XX, 1880.

38) — —, On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick, together with some remarks on the excretory system of the vertebrata. Ibidem Bd. 21, 1881, p. 432.

39) R. Semon, Über die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anatomischer Anzeiger, Bd. V, 1890, p. 455.

40) C. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für die übrigen Wirbeltiere. Arbeiten aus d. zool.-zoot. Institut in Würzburg, Bd. 2, 1875.

41) J. W. Spengel, Die Segmentalorgane der Amphibien. Verhandl. der physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg, Bd. 10, 1874.

42) — —, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut zu Würzburg, Bd. 3, 1876–77.

43) Max Weber, Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische. Morph. Jahrbuch, Bd. 12, 1886.

44) F. E. Weiss, Excretory Tubules in Amphioxus lanceolatus. Quarterly Journal of Microscop. Science, Vol. XXXI, 1890.

45) W. F. R. Weldon, On the head Kidney of Bdellostoma. Quarterly Journal of Microscop. Science, Vol. XXIV, 1884.

46) — —, On the suprarenal bodies of Vertebrata. Ibidem Vol. XXV, 1885.

47) Wenckebach, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Archiv f. mikroskop. Anat., 1886.

48) R. Wiedersheim, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.

49) — —, Über die Entwickelung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Anat. Anzeiger, Bd. V, 1890.

50) — —, Über die Entwickelung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 36, 1890.

51) J. W. van Wijhe, Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwickelung des Exkretionssystems bei Selachiern. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 33.

52) H. E. Ziegler, Die embryonale Entwickelung von Salmo salar. Dissertation. Freiburg 1882.

53) — —, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischen. Archiv für mikrosk. Anat. 1887.

54) — —, Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Archiv f. mikroskop. Anat., Bd. XXXII.

# Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen.

## Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde.

Von

Dr. **Friedrich Dreyer** in Jena.

**Hierzu Taf. XV—XXIX.**

Eine ausführliche Inhaltsübersicht befindet sich am Ende der Arbeit.

---

### Vorwort.

Die Schalen und Skelette der Organismen sind in der biologischen Wissenschaft von alters her ein Gegenstand bevorzugten Studiums gewesen. Die bis zu einem hohen Grade der Vollendung ausgebaute Anatomie und vergleichende Anatomie der Wirbeltiere ist in erster Linie auf das Skelettsystem begründet, und auch bei den anderen Organismengruppen, bei denen Skelettbildung eine Rolle spielt, haben die Hartteile der morphologischen Forschung zum Angriffs- und Ausgangspunkte gedient. Die Morphologie der durch Skelettbildung besonders bevorzugten Typen der Mollusken, Arthropoden, Echinodermen, Spongien und Rhizopoden war im Anfang fast ausschließlich eine Morphologie der Hartteile und ist es zum Teil auch jetzt noch; die Skelette dienen nicht nur den Organismen selbst zur Stütze, sondern geben auch für die Erforschung derselben eine schätzenswerte Stütze und feste Handhabe ab.

Die Gründe für diese Erscheinung sind äußerlicher Natur, hier, wie verschiedentlich, kann man die Beobachtung machen, daß der geschichtliche Gang der wissenschaftlichen Forschung

durch praktische Momente beeinflußt wird. Schalen und Skelette sind feste, formbeständige, in ihrem morphologischen Aufbau klar durchschaubare, handgreifliche Objekte und daher leichter zu erforschen, als die in fortwährendem Wechsel und stetiger Entwickelung begriffenen, ungemein verwickelten und komplizierten, labilen und der postmortalen Veränderung und Zerstörung leicht anheimfallenden Weichkörper, denen man meist nur mit einer umständlichen Präparationstechnik beizukommen vermag. Der Weichkörper ist allerdings als das Primäre, als der eigentliche Lebensherd das für die Erforschung eines Organismus Wichtigste, aber auch die Hartteile sind schon imstande, wertvolle Aufschlüsse zu geben, wenn man nur die wissenschaftliche Fragestellung richtig zu handhaben und auszunutzen versteht. Schalen und Skelette sind zwar nicht selbst lebendig und aktiv lebensthätig; *immerhin sind sie aber Produkte der Lebensthätigkeit, Werke des Organismus, die von den Fähigkeiten, dem Körperbau und den Bedürfnissen, kurz von der Natur desselben Zeugnis ablegen, ebenso wie ein menschliches Wohnhaus von den Fähigkeiten und Bedürfnissen seiner Erbauer, aber in noch viel höherem Grade, da die Verbindung von Skelett und Organismus eine noch viel innigere ist.*

Am auffallendsten treten die Gerüstbildungen in den Vordergrund bei den Rhizopoden; während hier der Weichkörper auf einer denkbar niederen Entwickelungsstufe steht und sich durch einen Grad von Formenunbeständigkeit und Indifferenz, der oft an völlige Formlosigkeit grenzt, auszeichnet, entwickeln die Schalen und Skelette eine Formenmannigfaltigkeit und Zierlichkeit, wie sie im Reiche der Organismen sonst nicht wieder erreicht wird. Die Rhizopodengerüste bilden denn auch schon lange ein Gebiet, welches von Fachgelehrten sowohl wie von Laien mit besonderer Vorliebe gepflegt wurde; alles wetteiferte förmlich miteinander, immer neue und noch schönere Formen zu Tage zu fördern, zu beschreiben, abzubilden und die gehobenen Schätze in ein System einzureihen. Man kann beinahe sagen, daß über die kleinsten Wesen die umfangreichsten Arbeiten und größten Monographieen abgefaßt worden sind. Und in der That vermag auch nur derjenige, der sie selbst gekostet hat, die künstlerische Freude und den Hochgenuß zu empfinden, den das Studium, das Wühlen in den überreichen Formenschätzen mit sich bringt. Stundenlang

kann man an das Mikroskop gefesselt sitzen und sich dem stillen Genusse einer wahren Gemüts- und Augenergötzung hingeben.

Neben der gemütlich-künstlerischen Betrachtung fordert aber auch die andere Seite des menschlichen Geistes, die der kausalen Erklärung ihr Recht. Trotz des ungeheuren, durch die emsige Arbeit mehrerer Generationen zusammengebrachten Materiales ist es aber auffallenderweise bis jetzt noch von keiner Seite unternommen worden, von allgemeineren Gesichtspunkten aus eine kritische Sichtung, vergleichende Zusammenfassung und, wenn möglich, kausale Erklärung des Gebietes der Rhizopodenmorphologie in seiner Gesamtheit anzubahnen. Dieses Unternehmen habe ich in der vorliegenden Arbeit gewagt. Ich habe in derselben in vorwiegend systematischer Form, unter kritischer Benutzung des von den früheren Autoren in der Litteratur niedergelegten Beobachtungsmateriales, die Ideen entwickelt, die in mir während dreijähriger Arbeit auf dem betreffenden Gebiete herangereift sind.

Das behandelte Problem und mithin auch die Arbeit zerfällt in verschiedene Teile. Zunächst waren, von der landläufigen Einteilung mehr oder wenig unabhängig, vier ihrem Wesen nach verschiedene Typen der Gerüstbildung [1]) zu unterscheiden. Ihre Behandlung bildet den Hauptteil der Arbeit und füllt die ersten vier Abschnitte aus. Der V. Abschnitt bringt eine Gesamtübersicht über das Problem der Gerüstbildung.

Daß die einzelnen Abschnitte von verschiedener Wertigkeit sind, daß wir dem angestrebten Endziele einer mechanischen Erklärung in dem einen näher, in dem anderen weniger nahe gekommen sind, ist natürlich.

In den ersten beiden Abschnitten über die Gerüstbildungstypen der Cuticulaschale und des Axengerüstes wurde eine mechanische Erklärung im strengen Sinne des Wortes noch nicht erreicht. Wir hoffen jedoch die daselbst behandelten Befunde dem Verständnisse immerhin ein Stück näher gebracht zu haben, dadurch daß wir sie von dem allgemeinen Gesichtspunkt

1) Zwischen den beiden Begriffen „Schale" und „Skelett" besteht keine scharfe Grenze; ich brauche daher neben diesen beiden Worten als allgemeinen, beide Begriffe in sich fassenden Ausdruck, das Wort „Gerüst".

der funktionellen Anpassung (Roux), d. h. der zweckmäßigen Selbstgestaltung organisierter Körper auf äußere mechanische Einflüsse, aus betrachtet haben.

Den bei weitem größten Wert besitzt unserer Ansicht nach der III. Abschnitt. Wir glauben in demselben eine physikalische, exakte Erklärung des Vierstrahlertypus gegeben zu haben, gegen die sich wohl nichts Prinzipielles einwenden lassen dürfte. Durch den Vierstrahlertypus werden außerdem noch die Spongien- und Echinodermenskelette in unser Gebiet hineingezogen.

Der IV. Abschnitt handelt über die Mosaikschalen; er führt dieselben zum Teil auf bestimmte Bildungsfaktoren zurück, zum Teil muß er sie als ungelöstes Problem stehen lassen.

Der V. Abschnitt endlich giebt eine zusammenfassende Übersicht über das Problem der Gerüstbildung in seiner Gesamtheit, um zu zeigen, was auf dem Gebiete geleistet ist, und was noch zu thun übrig bleibt. Ausführlicher wird in ihm noch die mechanische Erklärung der Gesamtform behandelt, die einzelnen Ableitungen sind hier zwar nicht alle so fest begründet, wie die im III. Abschnitt, teilweise hoffen wir aber doch das Richtige getroffen und außerdem einige Anregung gegeben zu haben, in der betreffenden Richtung weiterzuforschen.

In der vorliegenden Arbeit, wie überall, bleibt das Erreichte hinter dem Erstrebten um ein gutes Teil zurück. Angestrebt haben wir eine exakte mechanische Erklärung unseres Gegenstandes; wie wir hoffen, haben wir dieselbe auch hie und da erreicht; für andere Fragen konnten wir ein Verständnis und eine Lösung nur anbahnen[1]); in vielen Punkten endlich werden wir uns geirrt haben, dies ist ja als selbstverständlich vorauszusehen und deshalb auch verzeihlich, denn Irren ist menschlich.

Nach diesen Vorbemerkungen empfehlen wir die Arbeit dem Studium und der nachsichtigen Kritik der Fachgenossen.

Gotha, 29. September 1890.

1) Oft haben wir uns, um zum weiteren Nachdenken und Arbeiten anzuregen, absichtlich nicht gescheut, etwas gewagte Gedanken auszusprechen.

# I. Abschnitt.

## 1. Gerüstbildungstypus: Die Cuticulaschale.

### I. Allgemeine Charakteristik.

Als ersten Gerüstbildungstypus wollen wir denjenigen der Cuticulaschale unserer Betrachtung unterziehen. Zu ihm gehören die Schalen der Thalamophoren und die Centralkapsel der Radiolarien. Die primitive Cuticulaschale ist eine aus organischer, dem Chitin ähnlicher Substanz bestehende Schalenhaut, wir begegnen ihr in dieser ursprünglichen Form in den Schalen der Süßwasserrhizopoden und der Centralkapsel der Radiolarien. Bei den marinen Thalamophoren, wo der cuticulare Gerüstbildungstypus zur höchsten Blüte gelangt, wird die primitive Cuticulaschale durch Einlagerung anorganischen Materiales verstärkt. Die Einlagerung ist entweder eine chemische, oder eine mechanische; im ersteren Falle kommt kohlensaurer Kalk [1]) in der Chitinschale massenhaft zur Ablagerung, im anderen Falle werden von den Pseudopodien aufgenommene Fremdkörper, Sandkörner u. dgl. in die Schalenwand eingekittet. Die Cuticulaschale ist dem Sarcodekörper nicht, wie man zunächst vermuten könnte, auf-, sondern seinem Exoplasma eingelagert. Die äußere, sie überlagernde Exoplasmaschicht, die wir als extrakortikales Exoplasma bezeichnen können, ist bei den Thalamophoren als dünner Sarcodeüberzug der Schale meist nur schwach entwickelt, spielt aber, wie wir sehen werden, bei dem Dickenwachstum der Schale eine bedeutsame Rolle, bei den

1) Nur in seltenen Fällen Kieselsäure.

Radiolarien hingegen ist das extracorticale Exoplasma durch die Gallertvakuolen des Calymma mächtig aufgebläht.

Es ist zu vermuten, dafs die Gallertentwickelung zu der pelagischen Lebensweise in irgend einer Beziehung steht. Die Radiolarien sind ja bekanntlich typisch pelagische Rhizopoden, bei den pelagisch lebenden Thalamophorengeschlechtern, also besonders den Globigeriniden, findet sich auch Calymmabildung (Fig. 272), wie bei den Radiolarien. Dafs die pelagischen Tierlarven durch Entwickelung hyaliner Gallerte stark aufgebläht zu sein pflegen, ist bekannt, bei der Verwandlung in das kriechende Tier (vergl. die Echinodermen-Entwickelung) erfolgt eine Rückbildung der Gallerte, wodurch der Organismus stark zusammenschrumpft. Es sind dies Befunde, die zum Nachdenken auffordern!

Berthold [1]) vertritt die Auffassung, dafs die Zellmembran — mit der wir ja die Cuticulaschale vergleichen können — ganz allgemein, auch bei den mehrzelligen Organismen, dem Sarcodekörper nicht auf-, sondern eingelagert sei. Wir halten diese Betrachtungsweise für beachtenswert, verhalten uns ihr gegenüber jedoch neutral, indem wir eine Beurteilung den Fachgelehrten überlassen. Bei den Einzelligen scheint die Einlagerung der Schale allerdings, auch abgesehen von den Rhizopoden, allgemeine Regel zu sein, worauf auch Berthold aufmerksam macht. So wies schon Max Schultze darauf hin, dafs die eigenartige Lokomotion der Diatomeen nur durch die Annahme eines äufseren Plasmaüberzuges verständlich sei, ebenso wie die Bewegung von der Oberfläche derselben anhaftenden Körnchen [2]), und Th. W. Engelmann giebt an, bei Oscillarien, die einen ähnlichen Modus der Ortsbewegung zeigen, einen feinen äufseren Plasmaüberzug durch starke Induktionsschläge und Salpetersäure wirklich sichtbar gemacht zu haben [3]). So sollen auch nach Fisch bei den ciliaten Infusorien die Cilien nicht, wie man bisher anzunehmen pflegte, das Cuticulahäutchen durchbohren, sondern von einer das letztere überziehenden dünnen Plasmalage ausstrahlen [4]).

## II. Die Cuticulaschale der Thalamophoren.

### a) Die primitive Chitinschale.

Im Reiche der organischen Bildungen tritt nichts plötzlich und unvermittelt auf, sondern überall herrscht als Regel die allmähliche Entwickelung. Besonders gilt dies für die Rhizopoden, bei denen entsprechend ihrer Stellung an der untersten Stufe or-

1) Siehe G. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886. — Besonders Kap. I.

2) Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. I, 1865.
3) Botanische Zeitung, 1879, S. 49.
4) Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. XLII, 1885.
} Citate nach Berthold, loc. cit.

ganischer Entwickelung die Formverhältnisse sich noch nicht in so bestimmt fixierten Entwickelungsbahnen bewegen, wie dies bei den höheren Organismen der Fall ist. So lassen sich denn auch die in ihrer Mannigfaltigkeit ein wahres Formenlabyrinth bildenden und zum Teil außerordentlich hoch entwickelten Schalen der Thalamophoren in ihrer Entwickelung von Stufe zu Stufe zurückverfolgen und endlich auf Eigentümlichkeiten zurückführen, welche bereits den primitiven und indifferenten nackten Rhizopoden zukommen; das Gleiche werden wir in den folgenden Abschnitten auch von den anderen Skelettbildungstypen konstatieren können.

Die Veränderlichkeit der äußeren Form ist für den Körper der nackten Rhizopoden so charakteristisch, daß von Einigen sogar die völlige Formlosigkeit als Typus für denselben hingestellt wurde. Dies wäre jedoch zu weit gegangen, und ein aufmerksamer Beobachter kann auch bei jedem nackten Rhizopoden bei dessen fortwährender Formveränderung gerade in der Art und Weise dieser Veränderung eine gewisse Gesetzmäßigkeit erkennen, wodurch immer das für die einzelne Form charakteristische Gepräge bewahrt bleibt; wie hätten denn auch sonst, wenn dies nicht der Fall wäre, unter den primitiven schalenlosen Rhizopoden verschiedene Arten unterschieden werden können? Diese eigenartige Bewahrung eines spezifischen Formcharakters, welcher sich besonders in dem Modus der Pseudopodienbildung ausspricht, wurzelt in der aktiven Thätigkeit des lebenden Protoplasmas, ohne die Existenz eines Schalenhäutchens vorauszusetzen. Bei den meisten Rhizopoden läßt sich eine Sonderung des Protoplasmas in zwei hauptsächliche Partieen beobachten. Das Protoplasma des Inneren, welches den Kern und die sonstigen Einschlüsse des Zellkörpers enthält, ist körnig und daher meist von etwas dunklerem Aussehen und verhältnismäßig dünnflüssig. Dieses Entoplasma wird umgeben von einer Schicht des äußeren, sogenannten Exoplasmas, dasselbe ist meist hyalin und ohne Einschlüsse und beteiligt sich besonders an den Bewegungen des Körpers. Wo an dem Körper einer Amöbe eine aktive Bewegung stattfindet, läßt sich ein reichliches Zuströmen dieses hyalinen Exoplasmas beobachten. Die ausgestreckten Pseudopodien werden vom Exoplasma gebildet (Fig. 1), und wo, wie bei den einfachsten Amöbenformen, eine eigentliche Pseudopodienbildung nicht stattfindet, sondern der ganze Körper, einem einzigen Pseudopodium vergleichbar (wie Bütschli treffend bemerkt[1]), einer

1) Bütschli, Protozoa, S. 96.

Nacktschnecke ähnlich dahinfließt, ist der Körperpol, welcher bei der Bewegung vorangeht, mit einer Kappe von hyalinem Exoplasma überzogen (Fig. 4, 5). Das hyaline Exoplasma der Rhizopoden läßt sich am besten vergleichen mit einem Hautmuskelschlauche: wie ein solcher umfaßt es wie ein elastischer Sack das Körperinnere und hat die Aufgabe, die Bewegung des ganzen Körpers sowohl wie seiner einzelnen Partieen zu bewirken. Von der Natur dieses aktiv beweglichen Protoplasmasackes und seiner spezifischen Thätigkeit ist der für die verschiedenen nackten Rhizopodenarten charakteristische, durch die Art und Weise der Pseudopodienbildung bedingte Formcharakter abhängig.

Innerhalb der Exoplasmaschicht wird nun wahrscheinlich bei primitiven Formen die erste Anlage eines Schalenhäutchens stattgefunden haben (Fig. 2). Es wird dies die Bedeutung haben, dem aktiv beweglichen Exoplasmaschlauche in seinen einzelnen Teilen und im Ganzen mehr Zusammenhalt und größere Festigkeit zu geben, das Schalenhäutchen nimmt in der Exoplasmaschicht die Stelle einer Stütz- und Skelettmembran ein. Dieses Verhalten entspricht vollständig den engen gegenseitigen Beziehungen, welche bei den Tieren zwischen Muskeln und Skelett obwalten, beide Organsysteme unterstützen und ergänzen sich gegenseitig bei der Funktion der Bewegung als die aktiven und passiven Bestandteile des animalen Bewegungsapparates. Die Übereinstimmung geht jedoch noch weiter, sie ist nicht nur eine vergleichend-anatomische, sondern auch eine kausal-genetische. Die passiven Elemente des Bewegungsapparates der höheren Tiere, die Sehnen, Bänder, der Knorpel und die Knochen sind das Sekundäre, die Muskeln dagegen als aktive Elemente das Primäre. Die Skelettteile sind unter dem Einflusse der Muskelthätigkeit nach den Prinzipien der zweckmäßig gestaltenden trophischen Wirkung der funktionellen Reize entstanden zu denken, sie bilden sich sowohl in ihrer äußeren Form als auch ihrer feineren inneren Struktur entsprechend der Mechanik des Muskelzuges und der in der Lage des Körpers zur Außenwelt bedingten Statik zweckmäßig aus[1]). In derselben Weise ist die bewirkende Ursache der Entstehung der Schalenhaut im Exoplasma in der aktiven Thätigkeit des letzteren zu suchen, während

1) Vergleiche die treffliche Darstellung dieser Theorie von Roux, Der Kampf der Teile im Organismus, Leipzig, 1881.

die weitere Gestaltung, die Annahme bestimmt fixierter Formen von elementaren mechanischen Momenten abhängt, mit denen wir uns in einem späteren (V.) Abschnitte ausführlich zu beschäftigen haben werden; hier soll zunächst nur die erste Entstehung des Schalenhäutchens plausibel gemacht werden. Wie man sich die Lage desselben im Zellkörper eines primitiven Rhizopoden zu denken hat, soll die Figur 2 veranschaulichen, dieselbe zeigt uns in das Exoplasma einer typischen Amöbe (der schon in der vorhergehenden Figur dargestellten Amoeba princeps) eine solche im ersten Entstehen begriffene Skelettmembran eingezeichnet. Wir denken uns also das Schalenhäutchen dem Zellkörper nicht auf-, sondern der äußersten Protoplasmaschicht desselben eingelagert. Wir sehen, daß sich hierdurch die Entstehung der Schalenhaut sehr natürlich erklären läßt, und aus dem weiteren Verlaufe unserer Darstellung wird hervorgehen, daß wir eine ganze Reihe von Erscheinungen, besonders des Schalenwachstums, überhaupt nur unter dieser Voraussetzung verstehen können. Wir haben daher guten Grund, anzunehmen, daß eine die Schale außen überziehende Plasmalage, wie sie in vielen Fällen thatsächlich beobachtet wurde und typisch ausgeprägt vorliegt (Fig. 7, 272), sämtlichen schalentragenden Thalamophoren zukommt, und werden wir auch diese Voraussetzung den nachstehenden Auseinandersetzungen über den Bau der Thalamophorenschalen zu Grunde legen. Daß in vielen Fällen ein solcher äußerer Plasmaüberzug noch nicht nachgewiesen ist, ist sehr begreiflich, denn einmal wird eine solche dünne hyaline Plasmalage, wenn sie nicht gerade Pseudopodien aussendet, auf der Schale nur sehr schwer zu sehen sein (am ehesten wohl noch am Rande im optischen Querschnitt), dann haben auch die meisten Forscher diesem Punkte bis jetzt noch nicht anhaltend ihre Aufmerksamkeit zugewendet, und endlich sind überhaupt noch verhältnismäßig wenig gute Beobachtungen an lebenden Rhizopoden gemacht worden. Wie wir sehen werden, können wir uns nur auf die eben angedeutete Weise viele Entwickelungsvorgänge, besonders die Erscheinungen des Dickenwachstums der Schale, befriedigend erklären, und wir nehmen daher an, daß bei allen Thalamophoren die Schalenwand dem Protoplasma eingelagert ist, und zwar ist diese Einlagerung der eben gegebenen Theorie der Bildung der Schalenhaut entsprechend eine ursprüngliche, nicht etwa, wie von fast allen Beobachtern hierher gehöriger Fälle angenommen wurde, erst sekundär durch von der Schalenmündung aus-

gehende Umfließung der Schale hervorgerufen. Die Schalenhaut trennt nach ihrer Anlage das Exoplasma in zwei Schichten, eine äußere, extracorticale und eine innere, intracorticale, sie wird von diesen beiden Schichten in die Mitte genommen und beide Protoplasmalagen nehmen an ihrem Aufbau Anteil, ihr Bildungsmutterboden ist daher nicht ein einseitiger, sondern ein symmetrisch beiderseitiger.

Wir haben Grund, anzunehmen, daß die erste Anlage des Schalenhäutchens — das man hier vielleicht noch besser Stütz- oder Skelettmembran nennt — bei indifferenten Rhizopodenformen stattgefunden hat, die äußerlich noch keine festen Formen zeigten, wie dies die schematische Figur 2 zu veranschaulichen versucht. Die äußerst zarte Skelettmembran ist noch lange nicht stark genug, um dem Rhizopoden eine bestimmt fixierte äußere Form zu verleihen, sondern sie giebt als elastisches Häutchen, etwa einer Fascie vergleichbar, allen Bewegungen der Pseudopodien nach. Daß ein solches Häutchen direkt mikroskopisch gar nicht oder doch äußerst schwer zu konstatieren sein wird, ist von vornherein anzunehmen, gleichwohl scheint aber aus einigen gelegentlich von früheren Autoren gemachten Beobachtungen hervorzugehen, daß auch unter den uns bekannten Amöbenformen einige eine derartige intraplasmatische Stützmembran besitzen. So berichtet, um ein Beispiel zu erwähnen, Czerny [1]) über einen interessanten Fall. Derselbe wollte die Widerstandsfähigkeit der Amöben — als Versuchsobjekt diente ihm Amoeba princeps — gegen verschiedenprozentige Kochsalzlösung erproben und machte bei dem Absterben der Protisten infolge zu hoher Konzentrationsgrade folgende interessante Beobachtung, die ich mir nicht versagen kann mit den eigenen Worten des Autors wiederzugeben: „Bei Zusatz von $^1/_4$-prozentiger Lösung ging keine Amöbe zu Grunde, aber viele nahmen momentan die Kugelform an. Bei $^1/_3$ Prozent starben schon viele, andere hielten mehr als 1 Prozent aus; keine aber widerstand einer zweiprozentigen Lösung. Im allgemeinen waren die trägeren Amöbenformen widerstandsfähiger als die lebhaften. Die Kugelform trat entweder sogleich ein, oder sie erfolgte erst, nachdem das Tier eine Zeit lang knollige, warzige Fortsätze hervorgetrieben hatte. Nach einiger Zeit

1) V. Czerny, Einige Beobachtungen über Amöben. „Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. V, S. 158. — 1869

platzten die Amöben häufig, wobei sich ein feinkörniger Inhalt aus dem Leibe des toten Tieres ergoß und meist in lebhafter Molekularbewegung in der umgebenden Flüssigkeit sich zerstreute, während von dem Leibe des Tieres oft bloß die äußerste Schichte wie ein zartes Säckchen zurückblieb." — Diese Erscheinungen wären unserer Auffassung entsprechend folgendermaßen zu deuten: Die Annahme der Kugelform ebenso wie das Austreiben der knolligen und warzigen Fortsätze sind die Folge von krampfhaften Kontraktionen des Exoplasmaschlauches, die, wenn sie sehr heftig sind, ein Platzen des letzteren zur Folge haben. Ist dies geschehen, so tritt das flüssigere Körperinnere, das Entoplasma, aus, und als letzter Rest des zerfallenden Sarcodeleibes bleibt endlich nur die dünne Stützmembran als zartes Säckchen übrig. Die eben geschilderte Reaktionsweise auf starke Reize zeigt auffallende Übereinstimmung mit entsprechenden Reizerscheinungen bei höheren Organismen, wie Würmern, Holothurien etc. Auch hier pflegt sich oft auf starke Reize hin der Hautmuskelschlauch krampfhaft zu kontrahieren, zu zerreißen und den Körperinhalt aus den Rißstellen oder der Mundöffnung herauszupressen. Wir hatten schon oben das hyaline Exoplasma der Rhizopoden mit einem Hautmuskelschlauche verglichen und stoßen hier abermals auf die höchst interessante Thatsache, daß schon bei den niedrigsten Rhizopoden Organisationsverhältnisse auftreten, welche in ganz analoger Weise bei höheren Organismen wiederkehren, ein Beweis dafür, daß sie allgemeinsten Zweckmäßigkeitsprinzipien gemäß (durch funktionelle Anpassung) gebildet werden, gleichviel, ob die zur Ausführung dieses Bauplanes zur Verfügung stehenden Mittel die denkbar einfachsten sind, wie bei den Rhizopoden, oder schon relativ reichhaltige und hochentwickelte, wie bei den genannten Metazoen.

Eine weitere Stufe in der Entwickelung des Rhizopodenkörpers ist in der Annahme einer bestimmten Form gegeben, aber selbst hier kann das Schalenhäutchen noch so zart sein, daß wir es mit unseren Hilfsmitteln nicht nachzuweisen vermögen. Als instruktives Beispiel möge hier in erster Linie der von Claparède und Lachmann entdeckte Petalopus diffluens angeführt werden (Fig. 6). Wie aus der Figur ersichtlich, besitzt der Körper bereits vollkommen die Gestalt eines monaxon-pylomatischen, monothalamen Rhizopoden, der aus einer Mündungsöffnung seine Pseudopodien ausstreckt, gleichwohl konnte bei ihm keine Schalenhaut nachgewiesen werden; das Gleiche gilt für die Gattungen Diplophrys und Plagiophrys. Dennoch ist wohl kaum zu bezweifeln,

daß auch hier schon ein äußerst zartes Schalenhäutchen vorhanden ist. Wie wir uns die Topographie einer solchen primitiven Form vorzustellen haben, möge die Figur 3 veranschaulichen. Wir können uns dieselbe durch Annahme einer bestimmten Gestalt unmittelbar aus unserer hypothetischen Amöbe von Figur 2 hervorgegangen denken Der Exoplasmaschlauch mit seiner Stützmembran hat eine ovale Form angenommen, an dem spitzen Pole befindet sich in der Membran eine Öffnung, welche den Verkehr des inneren Protoplasmas mit der äußeren Schicht und der Außenwelt vermittelt. Pseudopodien werden von der gesamten Körperoberfläche ausgesandt, naturgemäß ist für die Pseudopodienbildung der Mündungspol besonders begünstigt, und deshalb findet dieselbe auch hier in verstärktem Maße statt. Bei der Mehrzahl der schalentragenden Monothalamien bleibt die Pseudopodienbildung sogar auf den Mündungspol beschränkt, während die übrigen Partieen der die Schale überziehenden Exoplasmaschicht glatt bleiben, ein Umstand, welcher gewiß nicht wenig dazu beigetragen hat, daß die letztere so oft übersehen wurde.

Gehen wir einen Schritt weiter, so begegnen wir Formen, deren Schalenhaut schon eine solche Stärke erreicht hat, daß sie für uns sichtbar zu Tage tritt, immerhin aber noch so zart ist, daß sie den Bewegungen des Weichkörpers nachgiebt. Hierher gehören Lieberkühnia (Fig. 8), Gromia (Fig. 7), Pamphagus, Cochliopodium. Die Schalenhaut umschließt hier dicht ihren Protoplasma-Inhalt und vermag noch nicht selbständig ihre Form zu bewahren und sich von dem Protoplasmakörper abzuheben, sondern fällt nach Entfernung des letzteren in sich faltig zusammen [1]). Eine derartige dünne Schalenhaut kann auch bei der Vermehrung durch Teilung zugleich mit dem Weichkörper mit geteilt werden. Dies wurde beispielsweise bei Lieberkühnia paludosa beobachtet; Figur 8 zeigt zwei Individuen dieser Art, welche durch einfache Querteilung aus einander hervorgegangen sind, kurz vor ihrer Trennung. Beide hängen an ihrem aboralen Pol nur noch mit einem Stiel zusammen. Wir sehen hieraus, daß die Annahme einer bestimmten Gestalt unabhängig von der Schale eintritt, und bevor die letztere die nötige Festigkeit erlangt hat, um sich selbständig ihre Form bewahren zu können. Auf welche Weise die Formgestaltung des Rhizopodenkörpers (infolge me-

1) M. Schultze, Organismus der Polythalamien, S. 9.

chanischer Prinzipien) zustande kommt, werden wir in Abschnitt V zu erörtern haben.

Von einer Schale können wir eigentlich erst dann reden, wenn die Schalenhaut einen Grad von Festigkeit erlangt hat, der es ermöglicht, eine fest bestimmte Form unabhängig vom Weichkörper beizuhalten. Die Schale tritt dann dem Weichkörper als etwas Selbständiges gegenüber, was auch darin seinen Ausdruck findet, daß der Weichkörper die Schale meist nicht vollständig ausfüllt, sondern sich mehr oder weniger von ihr abhebt (Fig. 9). Eine solche feste Chitinschale ist den Rhizopodengeschlechtern Platoum, Hyalosphenia, Microgromia und Microcometes eigentümlich. Natürlich wird auch bei diesen Formen zunächst ein dünnes Schalenhäutchen angelegt werden, das erst mit zunehmendem Alter zu einer festen Schale erstarkt, von der sich der Weichkörper zurückziehen kann [1]). Ebenso wie eine feste Chitinschale den Bewegungen des Weichkörpers nicht mehr nachgiebt, kann sie bei der Vermehrung durch Teilung auch nicht mit geteilt werden, wie dies bei der weichen Schalenhaut möglich war (Fig. 8), sondern es bleibt nichts anderes übrig, als daß sich das eine der Teilprodukte eine neue Schale bildet. Es geschieht dies entweder in der Weise, daß eine Hälfte des Weichkörpers aus dem Pylom herausquillt, die für die Art charakteristische Gestalt annimmt und darauf eine neue Schale ausscheidet (vgl. Fig. 33 u. 230). Wir haben dann zwei mit ihren Pylomöffnungen aneinandergefügte gleichartige Individuen, deren definitive Trennung sich vollzieht, nachdem auch der Weichkörper in zwei gleiche Hälften zerfallen ist. Der andere Modus ist der (Microgromia), daß die Zellteilung noch innerhalb der ursprünglichen Schale vor sich geht. Das eine der beiden durch Teilung entstandenen Individuen bewohnt die alte Schale weiter, während das andere auswandert (Fig. 10) und, nachdem es eine Zeit lang als Flagellat umhergeschwärmt ist, wieder Rhizopodengestalt annimmt und sich eine neue Schale bildet. In dem einen Falle geschieht also die

1) Schon Brady weist auf den wichtigen Unterschied zwischen diesen beiden Entwickelungsstufen der Chitinschale hin: „The investment is either in the condition of a thin pellicle or skin adhering closely to the body of the animal, or, more commonly, forms a distinct test, which the animal may or may not completely fill.“ (Challenger Report, Foraminifera, S. 129.) Ich würde zur Bezeichnung dieser zwei Ausbildungsstufen die Benennungen „Schalenhaut“ und „*Schale*“ vorschlagen.

Bildung der Schale *vor*, in dem anderen Falle erst *nach* vollzogener Teilung. Endlich kann es auch vorkommen, daß *beide* Individuen die alte Schale verlassen und jedes sich eine neue bildet (bei Microcometes paludosa nach Cienkowsky).

Die primitiven Chitinschalen zeichnen sich entsprechend ihrer niederen Stellung gegenüber den höher entwickelten Sand- und besonders Kalkschalen durch große *Einfachheit* aus. Sie sind durchgehends in Form eines monaxon-pylomatischen Sackes entwickelt, und nie kommt es hier zur Bildung mehrkammeriger Schalen, noch weniger natürlich zur Ausbildung eines komplizierten Kanalsystems. Die Schalenwand ist eine schwächere oder stärkere Membran, welche jeder inneren Struktur entbehrt und auch nicht von Poren durchsetzt wird, doch kommen in verschiedenen Fällen sowohl bei weichen Schalenhäutchen als auch bei festen Schalen, äußere *Reliefverzierungen* vor, welche man als ersten, wenn auch noch schwachen Anlauf zu höherer Differenzierung betrachten kann. So ist bei Pyxidicula die Schalenoberfläche mit Höckern besetzt, bei Plectophrys fein gestrichelt und bei Pseudochlamys, Difflugia triangulata Lang. und Difflugia carinata Arch. ist eine feine retikuläre oder areoläre Zeichnung vorhanden, alles Differenzierungen, welche in einer ungleichmäßigen Sekretion von Schalenmaterial auf der Außenseite der Schale ihren Grund haben und daher auf Rechnung der bildenden Thätigkeit der *äußeren* Exoplasmalage geschrieben werden müssen.

Was endlich noch die *Farbe* anbetrifft, so ist die Chitinschale in den einfachsten und jedenfalls auch ursprünglichsten Fällen völlig farblos und durchsichtig, in anderen Fällen nimmt sie, anfangs auch noch farblos, mit zunehmendem Alter eine gelbbraune Färbung an, wie bei Cochliopodium, Ditrema, Gromia, Pseudochlamys, Pyxidicula.

Die primitive chitinige Cuticulaschale tritt uns in ihrer ursprünglichen Einfachheit nur bei einer relativ verschwindend kleinen Anzahl von Thalamophoren entgegen, welche vorzugsweise auf das Süßwasser beschränkt sind. Bei den im Meere lebenden Geschlechtern erhebt sich die Schale auf eine höhere Stufe der Entwickelung dadurch, daß sie durch *Einlagerung von anorganischem Material verstärkt wird*. Diese Einlagerung kann auf *zwei verschiedene Methoden* bewirkt werden, entweder durch *chemische Ablagerung* von im

gelösten Zustande aus dem umgebenden Medium aufgenommenen anorganischen Verbindungen, oder durch mechanische Einfügung von Fremdkörpern in die Schalenwand. Wenden wir uns also im Folgenden der Betrachtung dieser beiden Bildungsprozesse und deren Produkten zu.

### b) Die durch chemische Einlagerung anorganischer Verbindungen verstärkte Cuticulaschale.

Zur Verstärkung der Cuticulaschale durch chemische Einlagerung kommt fast ausschließlich der kohlensaure Kalk in Anwendung.

Der aus dem Meereswasser gewonnene kohlensaure Kalk kommt bei der Bildung der Schalen so massenhaft zur Ausscheidung und Ablagerung, daß ihm gegenüber die ursprüngliche Chitinschale völlig in den Hintergrund gedrängt wird. Auf den ersten Blick scheinen die Kalkschalen der Thalamophoren ausschließlich aus Kalk zu bestehen, und dies wurde auch früher allgemein angenommen, erst relativ spät kam man durch aufmerksame Beobachtung und eingehende Untersuchung zu dem Resultate, daß allen Kalkschalen eine organische Grundlage zukommt, einem Resultate, welches besonders deshalb für das Verständnis der Thalamophorenschale von großer Wichtigkeit ist, weil es uns die engen Beziehungen offenbart, welche zwischen der Kalkschale und der primitiven Chitinschale bestehen. Die organische Grundlage der Kalkschalen zeigt hochgradige Übereinstimmung mit der primitiven Chitinschale, ist mit derselben zu identifizieren, woraus sich von selbst ergiebt, daß die kalkschaligen Geschlechter weiter nichts sind als die Nachkommen resp. die direkte Fortsetzung von primitiven chitinschaligen Typen, entstanden durch in der Wand der Chitinschale stattfindende Einlagerung von secernierten Kalksalzen.

Der Nachweis, daß den Kalkschalen der Thalamophoren eine organische, der primitiven Chitinschale entsprechende Grundlage zukommt, wird auf zweierlei Weise geliefert, einmal durch die Beobachtung und dann durch das Experiment. Man kann die Beobachtung machen, daß Thalamophoren, welche aus dem Meer in Brackwasser einwandern, an dem Kalkgehalt ihrer Schalen mehr und mehr Einbuße erleiden und endlich in einigen Fällen (besonders beobachtet an Milioliden) den Kalk gänzlich verlieren, worauf eine

häutig-chitinöse Schale übrig bleibt, welche mit den primitiven Chitinschalen der Süßwasserrhizopoden vollständig übereinstimmt. Auf experimentellem Wege kann man den Nachweis jederzeit führen, indem man bei einer Thalamophorenschale den Kalk durch verdünnte Säure vorsichtig weglöst, worauf die organische Grundlage unter getreuer Konservierung der Schalenform zurückbleibt (Fig. 15, 17, 18).

Über die Art und Weise, wie der Kalk mit der Chitinschale verbunden wird, wie er sich topographisch zu derselben als seiner organischen Grundlage verhält, gehen die Ansichten noch etwas auseinander, obgleich die Differenzen in der Auffassung der einschlägigen Verhältnisse unserer Ansicht nach nicht von fundamentaler Natur sind. M. Schultze, Carpenter und auch Bütschli nehmen an, daß die organische Grundsubstanz die Wand der Kalkschalen vollständig imprägniert und nur an der äußeren und inneren Wandfläche zu einer Grenzlamelle verdichtet ist, dagegen erkennt Kölliker nur ein äußeres und inneres Schalenhäutchen an. Uns erscheinen denn auch die beiden begrenzenden Schalenhäutchen als das Hauptsächlichste; daß die von ihnen in die Mitte genommene Kalkmasse noch außerdem von einem feinsten Geflechte der organischen Grundlage durchsetzt ist, scheint aus verschiedenen Beobachtungen für eine Reihe von Fällen mit großer Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, jedoch genügen dieselben noch nicht, um ein solches Verhalten zu einem für sämtliche Thalamophoren gültigen Gesetze zu verallgemeinern.

Es möge noch erwähnt werden, dafs uns auch eine Verwechselung der bei geschichteten Schalen vorhandenen schichtenscheidenden organischen Lamellen (Fig. 19, 20) mit einer organischen Imprägnationsmasse leicht möglich erscheint. Durch das Auflösen der Kalkschichten werden die zwischen ihnen eingelagerten feinen Chitinlamellen zusammenfallen und teilweise zerreifsen, was dann den Eindruck eines regellosen schwammigen Geflechtes hervorrufen wird. Die zwischen den Kalkschichten lagernden parallelen dünnen Chitinlamellen entsprechen jedoch, wie wir sehen werden, losgelösten und während des Dickenwachstums in der Kalkwand zurückgebliebenen Blättern des äufseren Schalenhäutchens und sind nicht zu verwechseln mit einem den Kalk allseitig durchsetzenden schwammigen organischen Gerüstwerk.

Aus unseren Erfahrungen und theoretischen Forderungen ergiebt sich uns folgendes Bild von der Genese und Anatomie der kalkigen Thalamophorenschalen. — Die Entwickelung einer Kalk-

schale nimmt von einem einfachen Schalenhäutchen seinen Ausgang, wie wir es für die primitiven Formen als charakteristisch kennen gelernt hatten (Fig. 3), und rekapituliert so den Zustand vorausgegangener Vorfahrengeschlechter. Nachdem die Schalenhaut den nötigen Grad von Stärke erreicht hat, wird in ihr die Ablagerung von kohlensaurem Kalke beginnen. — Die Cuticulaschale der Protozoen kann man der Zellmembran der Gewebszelle der Tiere und Pflanzen gleichen, und auch der Verstärkung derselben durch anorganisches Material lassen sich analoge physiologische Prozesse an die Seite stellen, die sich an der Zellhaut der Gewebszellen abspielen. Ein solcher Vergleich ist um so lehrreicher, als er uns daran erinnert, daß die Bildungsprozesse der Thalamophorenschale nicht insoliert stehen und nur bei den einzelligen Rhizopoden vorkommen, sondern daß sie auf allgemeinen Fähigkeiten der Zelle beruhen, welche allgemein da zur Geltung kommen, wo die nötigen Bedingungen vorliegen. Aus dem Bereiche der tierischen Histologie ließen sich verschiedene hierher gehörige Fälle registrieren, außerdem bieten die kalkigen Cuticularbildungen, wie sie bei Crustaceen und Mollusken in Form von Panzern und Schalen so tonangebend auftreten, wie wir auch später noch sehen werden, verschiedene interessante Parallelen. Ein Vergleich der Cuticulaschale der Thalamophoren mit den letztgenannten Bildungen ist jedoch immerhin nur unter gewissen Voraussetzungen und Einschränkungen gestattet, worauf, um Mißverständnissen vorzubeugen, gleich hingewiesen werden möge, das Gleiche gilt für viele Vorkommnisse bei einzelnen tierischen Gewebszellen. Am durchsichtigsten liegen die Verhältnisse bei pflanzlichen Gewebszellen. Viele Pflanzen, wie z. B. die Equisetaceen, verstärken ihre Zellwände durch Einlagerung von Kieselsäure, die Corallinen durch Einlagerung von kohlensaurem Kalk; die Drusen von Kalkoxalat, welche an Cellulosebalken im Inneren mancher Pflanzenzellen aufgehängt erscheinen, sind weiter nichts als massenhafte Einlagerungen von oxalsaurem Kalk in diese Zellstoffbalken, ebenso müssen die Öltropfen in vielen, ätherisches Öl führenden Behältern gedeutet werden, die die Gewebszellen voneinander scheidenden Membranen spalten sich, und in den so entstehenden, von 2 Lamellen begrenzten Zwischenräumen kommen die verschiedenartigsten Sekrete zur Ablagerung, und entstehen so die so verbreiteten schizogenen intercellularen Sekretbehälter etc. etc. Der Prozeß der Kalkablagerung bei der Entwickelung der Cuticulaschale der Thalamophoren, auf

die wir nach dieser Abschweifung nun wieder zurückkommen, verläuft wahrscheinlich in genau derselben Weise, wie die Entstehung eines schizogenen intercellularen Sekretbehälters. Die chitinige Cuticulaschale spaltet sich, und der so entstandene Zwischenraum, welchen die beiden aus der gespaltenen Chitinschale hervorgegangenen Lamellen, die nun zu den beiden „Schalenhäutchen" der Autoren werden, zwischen sich fassen, wird durch den secernierten kohlensauren Kalk ausgefüllt. Je mehr die Abscheidung des letzteren zunimmt, desto mehr rücken die beiden organischen Grenzhäute auseinander, und in demselben Maße nimmt die Schalenwand an Dicke zu. Der Bau einer kalkigen Thalamophorenschale und ihr topographisches Verhältnis zum Rhizopodenkörper wäre demnach in folgender Weise aufzufassen (Fig. 11, 12). Die Kalkschicht wird beiderseits eingefaßt von den beiden Schalenhäuten, und auf diese folgt nach innen und nach außen die innere und äußere Schicht des motorisch-skeletogenen Exoplasmas, dem die Schale als ihrem erzeugenden Mutterboden eingelagert ist. Dieses symmetrische Schichtensystem umschließt das Entoplasma mit seinen Einschlüssen.

Auf den schematischen Figuren 3 und 11—14 habe ich das motorisch-skeletogene Exoplasma hell gelassen, im Gegensatz zum dunkeln Entoplasma, ebenso wie auf Figur 2, an welche sich diese Figurenreihe anschliefst. Es geschah dies deshalb, um die Schichtungsverhältnisse deutlich hervortreten zu lassen, obgleich bei den retikulosen Rhizopoden ein Unterschied zwischen Exo- und Entoplasma optisch meist nicht nachweisbar ist, wie bei den primitiven Lobosen. Daran, dafs beide Plasmaschichten bei sämtlichen Thalamophoren thatsächlich differenziert sind, ist wohl nicht zu zweifeln.

Daß den Kalkschalen eine organische Grundlage zukommt, kann man, wie schon bemerkt, durch Auflösen des kohlensauren Kalkes in Säure darthun. Durch dieselbe Operationsmethode, ein sorgfältiges Verfahren vorausgesetzt, läßt sich auch zeigen, daß das Lagerungsverhältnis der organischen Grundmasse zum sezernierten kohlensauren Kalke speziell dem eben geschilderten entspricht. Besonders instruktiv sind hierfür entkalkte Miliolidenschalen (Fig. 15), man sieht hier deutlich, wie die beiden Schalenhäute als ein doppelwandiger Schlauch die Kammerhöhlen umgeben, der Zwischenraum zwischen denselben wurde früher von dem kohlensauren Kalke eingenommen. Dasselbe geht aus Figur 17, einer entkalkten Rosalina hervor, auch

hier bemerkt man, wie die beiden Schalenhäute eine doppelte Wand bilden, in deren Zwischraum sich die Röhren der Porenkanäle ausspannen. Vergleicht man dieses entkalkte Schalengerüst mit einer intakten Schale, einer ähnlichen Form (Fig. 16), so kann man sofort konstatieren, daß dasselbe sämtliche Konturen der Kalkschale getreu wiedergiebt. Auch bei komplizierteren Thalamophorenschalen werden alle Formen nach dem Auflösen des Kalkes bewahrt (Fig. 18). Der Nachweis beider Schalenhäutchen durch Weglösen des Kalkes kann natürlich nur bei großer Vorsicht gelingen; wendet man die Säure zu konzentriert an, so muß notwendig eine stürmische Kohlensäure-Entwickelung erfolgen, die ein Zerreißen der zarten Häute nach sich zieht. Besonders häufig wird begreiflicherweise von dem nach außen drängenden Gas die äußere Schalenhaut fortgerissen werden. Wie aus Figur 21 hervorgeht, geschieht dies zuweilen so gründlich, daß nur die innere Schalenhaut und die diese mit der äußeren verbindenden, nun frei von ihr ausstrahlenden Chitinröhren der Porenkanäle erhalten bleiben. Es ist durchaus nicht zu verwundern, daß in vielen Fällen wegen der äußersten Zartheit der Schalenhäute der Nachweis derselben durch Entfernung des Kalkes sehr erschwert, ja gänzlich unausführbar gemacht werden kann. In dieser Richtung fehlgeschlagene Versuche sind nicht gleich als Beweis gegen die Allgemeingiltigkeit der eben geschilderten Schalenstruktur anzusehen. — Außerdem kann man die äußere Schalenhaut an Querschliffen der Schale da konstatieren, wo zwei Kammern aneinander grenzen oder sich zwei Windungen überlagern, hier markiert dieselbe eine scharfe Grenze zwischen den aneinander gewachsenen Schalenpartieen. Als Beispiel hierfür möge die Figur 20 dienen. Dieselbe stellt ein Stück aus dem Bau einer Carpenteria dar, rechts ist eine kleine geschlossene Röhre, links an dieselbe schließt sich ein Wandstück einer größeren Röhre an, die Kalkmassen beider Röhren werden durch die äußere Schalenhaut der ersteren voneinander getrennt.

Das Dickenwachstum der Kalkschalen findet vorzugsweise, wenn nicht ausschließlich, nach außen hin statt. Diese wichtige Thatsache läßt sich aus verschiedenen Befunden mit Sicherheit entnehmen[1]: 1) ist von einer nachträglichen Verengerung der Schalenräume nichts zu bemerken, 2) treten an der Außenfläche der Schalen sehr häufig Reliefverzierungen (Fig. 24, 25, 215, 222, 240—242) der

1) Bütschli, Protozoa, S. 128—129.

verschiedensten Art auf, die jungen Schalen und Schalenteilen noch abgehen, 3) die Auflagerung von sekundärer Schalenmasse (Zwischenskelett) auf die primäre Kammerwand bei Perforaten (Fig. 23), besonders instruktiv da, wo dieselbe ältere Schalenteile überwuchert. — Hieraus zogen schon CARPENTER, KÖLLIKER und WALLICH, denen sich BÜTSCHLI in seinen „Protozoen" anschließt, mit Recht den Schluß, daß das Dickenwachstum der Kalkschalen der Thalamophoren von einem äußeren Plasmaüberzug der Schale besorgt werden müsse, dem WALLICH sogar den besonderen Namen Chitosark beilegt, um dadurch seine Bedeutung als kalkabsonderndes Organ besonders hervorzuheben. Wir haben denn auch thatsächlich in der äußeren, die Schale umschließenden Exoplasmalage — und hieraus geht wieder der Wert unserer Auffassung des Schichtenverhältnisses im Rhizopodenkörper hervor — diejenige Plasmapartie zu erblicken, von welcher die Sekretion des kohlensauren Kalkes und somit das Dickenwachstum der Schale ausgeht.

Eine weitere Frage, die uns hier entgegentritt, ist die, in welcher Form der kohlensaure Kalk innerhalb der Cuticulaschale der Thalamophoren zur Ablagerung kommt. In dieser Richtung hat zuletzt EBNER[1]) Untersuchungen angestellt im Anschluß an seine wichtige Arbeit über die Struktur der Kalkschwammnadeln, auf die wir später noch einzugehen haben werden. Wie es sich erwarten ließ, kam EBNER zu dem Resultate, daß „sich der kohlensaure Kalk einfach in das gewöhnliche Schema des Baues der Zellmembranen einfügt, ganz analog wie bei den Kalkalgen (Corallinen und Lithothamnien)", deren Zellen ja bekanntlich ebenfalls ihre Wände durch massenhafte Einlagerung von kohlensaurem Kalk verstärken. Hier wie dort sind bei der krystallinischen Kalkmasse die Krystallindividuen senkrecht zur Oberfläche der Schale orientiert.

Zuweilen scheint es allerdings, als ob sich der kohlensaure Kalk nicht mehr dem cuticularen Skelettbildungstypus unterordnete und von dem Zwange der Cuticulaschale emanzipierte. So wurde bei verschiedenen Perforaten (Globigerina, Orbulina, Pulvinulina, Lagena etc.) besonders von WALLICH konstatiert, dafs die sogen. sekundäre Schalen-

1) V. v. EBNER, Über den feineren Bau der Skelettteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt, S. 81—82. — Aus Wiener Sitzungsber., XCV. Bd., Jahrg. 1887, I. Abt., März-Heft.

masse, welche die primäre Schale überlagert, aus wetzsteinförmigen, krystallähnlichen Individuen zusammengesetzt ist (Fig. 23).

Der Vorgang der Kalksekretion selber scheint sich als ein vitaler Prozeß unserem Verständnis zunächst noch zu entziehen. Neue Untersuchungen von STEINMANN [1]) zeigen jedoch, daß wir uns denselben erklären können, ohne dabei ein direktes Einschreiten der Lebensthätigkeit des Organismus annehmen zu brauchen, also auf rein chemische Art und Weise. Schon HARTING [2]) stellte bekanntlich hierher gehörige Versuche an. Dadurch, daß er Eiweiß oder andere stickstoffhaltige Substanzen (Gelatine) und kohlensaure Alkalien aufeinander einwirken ließ, stellte er einen Niederschlag von Kalkkarbonat her, dessen Partikel bei mikroskopischer Untersuchung dasselbe chemische und optische Verhalten besaßen, wie die Coccolithen, die Porzellanschicht der Molluskenschalen und viele andere organische Kalkgebilde. STEINMANN weist nun nach, daß auch ohne Zusatz von kohlensauren Alkalien Eiweiß imstande ist, aus Lösungen von Kalksalzen, wie schwefelsaurem Kalk oder Chlorcalcium, Kalkkarbonat zu fällen, und zwar in derselben Form wie HARTING es erzielte. „Die Schale der Mollusken wird vom Epithel des Mantels erzeugt; aber es giebt Thatsachen, welche beweisen, daß auch andere Teile des Körpers Schalenmasse bilden können. Die Schale von Argonauta wird nur im embryonalen Stadium vom Mantel allein abgesondert, später lagern die verbreiterten Rückenarme eine „Armschicht" auf der „Mantelschicht" ab. Die seitlichen Ohren der Kapuze von Nautilus pompilius tragen in ähnlicher Weise zur Schalenbildung bei, indem sie die Nabelverdickung absetzen. Der Kopf vieler fossiler Cephalopoden wurde bis auf wenige scharf umgrenzte Öffnungen von Schalenmasse umwachsen. Der Sipho der Pholaden sondert eine röhrenförmige Schale ab, und der Deckel der Gastropoden bekundet die Fähigkeit des Fußes, Schalenmasse zu erzeugen. Untersucht man den bräunlichen Conchyolinbelag, welcher die unbeschalten, stark muskulösen Teile des Weichkörpers vieler Mollusken überzieht, wie z. B. die braune Schicht der Kopfkappe,

---

1) G. STEINMANN, Über Schalen- und Kalksteinbildung. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. Br., Bd. IV, Heft 5.

2) P. HARTING, Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques. Verhandelingen der koninklijke Akademie van Wetenschappen. 13. Deel. Amsterdam, 1873.

des Trichters oder der Tentakeln von Nautilus, den Überzug der Athemröhre oder des Fußes von Zweischalern etc., so findet man stets in Verbindung mit dem Conchyolin mikroskopisch kleine Kalkstücke, die sich aber nicht zu einer festen Schale zusammenschließen, die vielmehr ebenso wie das Conchyolin selbst periodisch abgestoßen und erneuert werden. Der gleiche Vorgang scheint sich auf der Körperoberfläche vieler anderer mariner Tiere, z. B. der Cölenteraten, wenn auch in weniger intensivem Maßstabe, abzuspielen." Die Kalkabscheidung und Schalenbildung ist also nicht an die Lebensthätigkeit eines hierfür speziell eingerichteten Organs, ja nicht einmal an bestimmte Tiere gebunden, sondern tritt überall da auf, wo die nötigen Bedingungen vorhanden sind. Diese Bedingungen werden bei den meisten Meeresorganismen erfüllt sein, denn es genügt von seiten des Organismus eine Abscheidung von Eiweißstoffen, und Chlorcalcium und schwefelsaurer Kalk sind im Meerwasser stets vorhanden. „Wo die ausgeschiedene Schalenmasse sich an schon früher gebildete Schalenteile oder an einen äußeren Widerstand (Teredo) anlagern kann, oder wo ein Körperteil längere Zeit ruhig verharrt, kommt es zur Bildung zusammenhängender Hartgebilde; wo aber Schalenmasse an einem stark muskulösen und bewegten Körperteile abgesondert wird, können die einzelnen Stücke, aus deren Zusammenfügung die kompakten Schalen entstehen, sich in der Regel nicht zusammenschließen", sondern fallen in demselben Maße, wie sie gebildet werden, nach und nach ab. Hieraus ergiebt sich die Zweckmäßigkeit der Schalengestaltung von selbst, Kalkschalen können nur an denjenigen Körperteilen und bei den Tieren entstehen, wo sie einer stattfindenden Bewegung nicht hinderlich sind. Jetzt verstehen wir auch, weshalb den Kalkschalen der Thalamophoren eine organische Grundlage eigentümlich ist, weshalb sie, von phylogenetischen Gründen ganz abgesehen, Chitinschalen als Vorläufer haben müßen. Bei dem fortwährenden Spiel der Pseudopodien würden die abgeschiedenen Kalkkörnchen keinen Halt finden, um sich zu einer Schale zusammenfügen zu können. Anders ist es mit der primitiven chitinigen Cuticulaschale, dieselbe steht dem lebenden Körper nicht als eine äußere Zuthat fremd gegenüber, sondern gehört ihm unmittelbar an, was eine Kalkschale als solche an der Entstehung verhindern würde, ist gerade ihr Entstehungsgrund, sie bildet sich, wie schon gezeigt wurde, unter dem trophischen Reize des in immerwährender Bewegung als

funktionelle Anpassung befindlichen Exoplasmaschlauches. Hat die Chitinschale die nötige Festigkeit erhalten, so kann auf ihrer Grundlage die Bildung einer Kalkschale stattfinden. — Die chemischen Prozesse, welche sich bei der Umsetzung der Kalksalze abspielen, sind nach STEINMANN kurz folgende: „Bekanntlich erleidet das Kalkkarbonat, welches die Flüsse dem Meere zuführen, eine Umsetzung in Chlorid bezw. Sulfat; die hierzu nötige Säure liefern wahrscheinlich die Pflanzen, indem sie bei der Aufnahme von Alkalien die betr. Säuren abscheiden". Die Fällung von Kalkkarbonat aus diesen Chloriden und Sulfaten durch abgeschiedene Eiweißstoffe geschieht durch kohlensaures resp. karbaminsaures Ammoniak, welches „bekanntlich abgeschiedene stickstoffhaltige Substanzen des Tierleibes, Eiweiß und verwandte Stoffe, durch fermentative Prozesse in großen Mengen produzieren, da sich in ihnen begreiflicherweise stets Bakterien einfinden werden". Dementsprechend hätten wir uns die Bildung der Kalkschale bei einem Rhizopoden etwa in folgender Weise vorzustellen. Der ganze Sarcodekörper ist vom Meerwasser und somit auch von den in letzterem gelösten Kalksalzen durchtränkt. Da, wo Eiweißstoffe aus dem lebenden Protoplasmakörper ausgeschieden werden, werden sich in kurzem Bakterien einstellen, durch die durch die Lebensthätigkeit derselben angeregten fermentativen Prozesse wird kohlensaures Ammoniak erzeugt, und dieses bewirkt die Fällung von kohlensaurem Kalk aus dem Chlorcalcium und schwefelsauren Kalk des alles durchtränkenden Meerwassers; wo eine feste Grundlage in Gestalt einer Chitinschale oder bereits vorher abgelagertem Kalk vorhanden ist, können sich die einzelnen Kalkteilchen zu kompakter Schalenmasse zusammenlagern. Da, wie wir oben sahen, das Dickenwachstum der kalkigen Thalamophorenschalen nach außen hin stattfindet, werden sich diese Prozesse zwischen der äußeren Exoplasmalage und der äußeren Schalenwand abspielen, wobei das äußere Schalenhäutchen noch mit zu ersterer zu rechnen ist. Der Rhizopode und die Bakterien teilen sich in die Arbeit, welche bei dem Aufbau der Kalkschale zu leisten ist. Die letzteren besorgen die Herstellung des Baumateriales, wo ihnen ihre Existenzbedingungen geboten werden, dies thut der Rhizopode durch Ausscheidung von eiweißhaltigen Stoffen, und zugleich regelt er die Kalkbildung dadurch, daß es in seiner Macht steht, den Bakterien nur da Nährboden anzubieten, wo die Anlagerung von Schalenmaterial in seinen Organisationsplan hineinpaßt, außerdem wird *die ganze Form* des auszuführenden Schalenbaues in der mit

einem Baugerüst vergleichbaren Chitinschale von dem Rhizopoden vorher angelegt. Der Rhizopode ist zu vergleichen mit einem intelligenten Baumeister, die Bakterien mit Handlangern, diese versehen als Maurer das von dem Baumeister errichtete Gerüst da mit Kalk, wo sie von demselben hingewiesen werden. — Diese von STEINMANN zunächst für die Bildung der Molluskenschalen aufgestellte Theorie erweist sich, wie wir sehen, auch als fruchtbar, die Bildung der Kalkschalen der Rhizopoden unserem Verständnis näher zu bringen, zugleich geht aber aus derselben hervor, daß diese Vorgänge durchaus nicht so einfach zu sein scheinen, wie man gewöhnlich anzunehmen pflegt.

Schon lange unterscheidet man unter den kalkschaligen Thalamophoren imperforate und perforate Typen. Das Hauptmoment bei dieser Unterscheidung ist die undurchbohrte oder durchbohrte Beschaffenheit der Schale, außerdem schließen sich hieran noch eine Reihe von Eigentümlichkeiten an, welche sich auf die feinere Struktur der Schalenwand beziehen.

Die Imperforaten-Schale zeigt bei auffallendem Licht ein opakes, milchig-weißes, porzellanartiges Aussehen. Die zwischen den beiden Schalenhäuten eingelagerte Kalkmasse ist massiv, ungeschichtet und macht einen homogenen Eindruck, jedoch soll ihr nach KÖLLIKER und BÜTSCHLI ein „feinfaserig-körniges Wesen"[1]) eigentümlich sein, was sich besonders bei Orbitolites und Alveolina nach Anwendung starker Vergrößerungen konstatieren ließ. Entsprechend dieser einfachen anatomischen Beschaffenheit der Imperforatenschale wird auch ihre Bildungsgeschichte einfach verlaufen. Unter dem äußeren Schalenhäutchen findet eine gleichmäßige Ablagerung von kohlensaurem Kalk statt, und in demselben Maße, wie hierdurch die Kalkwand an Dicke zunimmt, rückt die äußere Schalenhaut nach außen, bis die Schale ihre definitive Stärke erreicht hat (vergl. die Wände der beiden Kammern bei Fig. 14).

Die Perforaten-Schale ist nicht opak, sondern glasartig durchsichtig (vereinzelte Ausnahmen, wie z. B. Calcarina, abgerechnet, auch „sollen nach CARPENTER die toten Schalen durch langes Liegen in Seewasser weiß und opak werden")[1]), falls nicht durch feine und sehr eng stehende Porenkanäle die Durchsichtigkeit getrübt wird. „Es hängt die glasartig durchsichtige Beschaffenheit der Schalenwandungen dieser Formen ohne Zweifel

---

1) BÜTSCHLI, Protozoa, S. 23—24.

damit zusammen, daß ihnen das feinfaserig-körnige Wesen, welches wir bei den Imperforaten trafen, meist völlig abgeht" [1]). Die die Schalenwand durchsetzenden Porenkanäle sind von einer Chitinhaut ausgekleidet, welche als die direkte Fortsetzung der äußeren und inneren Schalenhaut aufzufassen ist (Fig. 19, 20). Nach der Entkalkung der Schale bleibt diese Auskleidung in Form von Röhren bestehen, welche sich wie hohle Strebepfeiler zwischen den beiden Schalenhäuten ausspannen (Fig. 17, 21). Man kann dieses Verhalten der Schalenporen analogen Befunden bei der Insekten-Cuticula an die Seite stellen, die sich ebenfalls als Einstülpung auf die Innenwand der Tracheen fortsetzt. Es liegt demnach auch bei den perforierten Schalen der eingelagerte Kalk nirgends nackt zu Tage, sondern wird wie bei den Imperforaten so auch hier allseitig von der Chitinhaut, der durch die Kalkeinlagerung auseinandergetriebenen primären Cuticulaschale, eingeschlossen. Die Chitinhaut ist überall zwischen Exoplasma und Kalkmasse eingelagert, so daß es nirgends zu einer direkten Berührung dieser Schichten des Rhizopodenkörpers kommt. Oft sind die Porenkanäle durch Einschnürungen gegliedert, welche zu der Schichtung der Schalenwand in Beziehung stehen (Fig. 20, 21). Während sich die Weite der Poren in der Regel bei ein und derselben Form gleich bleibt, kommen jedoch auch Fälle vor, wo die Schalenwand von zweierlei (groben und feinen) Porenarten durchbohrt ist, besonders ist dies für Globigerina und Orbulina charakteristisch (Fig. 23b). Zuweilen zerfällt die Schalenwand in den Poren entsprechende, senkrecht stehende, meist sechskantige Prismen (Fig. 22). Dies Verhalten läßt sich wahrscheinlich so erklären, daß bei dem Aufbau der Schale jedes eine Pore durchsetzende Pseudopodium als selbstständiges Centrum der Kalkbildung auftritt.

Ganz analogen Verhältnissen begegnen wir bei den endodermalen Epithelien der verschiedensten Tiere. Auch hier wird die Cuticula zuweilen von feinen, zur Oberfläche senkrecht stehenden Poren durchbohrt und zerfällt diesen Poren entsprechend in prismatische Säulchen, weshalb man diese Form der Cuticula als Stäbchencuticula bezeichnet [2]).

Eine charakteristische Eigentümlichkeit der Perforatenschale ist endlich noch die Schichtung. Dieselbe läuft stets der

---

1) Bütschli, Protozoa, S. 23—24.

2) B. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie, Jena, 1889, S. 145. — *A. Lang, Lehrbuch* der vergleichenden Anatomie, Jena, 1888, S. 38.

Schalenoberfläche parallel und läßt sich jedenfalls darauf zurückführen, daß die Kalkmasse durch feine organische Häute in Lamellen zerlegt wird (Fig. 19, 20). Diese Struktur, welche man an Querschliffen beobachten kann, ist der Ausdruck von einem eigentümlichen Modus des Dickenwachstums der Schale. Wie bei den Imperforaten wird auch bei den Perforaten die Kalkmasse unmittelbar unter der äußeren Schalenhaut angesetzt, entsprechend der für alle kalkigen Thalamophorenschalen geltenden Regel, daß das Dickenwachstum der Schalenwand nach außen hin stattfindet. Während aber die Kalkablagerung bei den Imperforaten stets gleichmäßig stattfindet, und die äußere Schalenhaut gleichmäßig nach außen fortrückt, haben wir uns das Dickenwachstum der Perforatenschale anders vorzustellen. Bei der ersten Anlage wird natürlich auch hier zunächst die primitive chitinige Cuticulaschale gebildet werden, die sich bei dem Beginn der Kalkablagerung in die beiden Schalenhäute spaltet. Hat sich jedoch zwischen diesen eine dünne Kalkschicht gebildet, so wiederholt sich die Spaltung an der äußeren Schalenhaut, zwischen den hierdurch entstandenen beiden Häuten wird eine weitere Kalkschicht gebildet, die dünnere innere Haut bleibt als Scheide zwischen den beiden ersten Schichten in der Kalkmasse zurück, an der äußeren, welche mit dem Exoplasma in Berührung bleibt, wiederholt sich die Spaltung, eine dritte Kalkschicht wird gebildet und so fort, bis die Schale die definitive Dicke erreicht hat. Die die Kalkschichten voneinander trennenden organischen Häute sind demnach aufzufassen als von der äußeren Schalenhaut abgespaltene und während des fortschreitenden Dickenwachstums in der Kalkwand zurückgebliebene Lamellen. Ebenso, wie die gleichmäßige Struktur der Imperforaten ein Ausdruck für ein gleichmäßiges Dickenwachstum ist, zeugt der geschichtete Bau der Schale der Perforaten von einem rhytmischen Dickenwachstum. Die die Porenkanäle auskleidenden Chitinröhren bleiben durch ein stetig fortschreitendes Längenwachstum mit der nach außen rückenden Schalenhaut in Verbindung, dieses Längenwachstum wird da stattfinden, wo sich die letztere nach innen in die Chitinröhre umschlägt, die oben schon erwähnte Beziehung zwischen der Gliederung, wie sie sich besonders bei längeren Porenkanälen findet (Fig. 19—21), und den Schichten der Schalenwand ergiebt sich nach der eben gegebenen Charakteristik des rhytmischen Dickenwachstums wohl von selbst. Häufig ist die innerste Schalenschicht besonders scharf von der

übrigen, äußeren Schalenmasse geschieden (Fig. 23 a, b), was sich zuweilen auch darin ausspricht, daß nur die erstere von Poren durchsetzt wird, die Perforierung also mit der Auflagerung der äußeren Schichten verloren geht. Ich pflichte jedoch BÜTSCHLI [1]) vollkommen darin bei, welcher sich dagegen ausspricht, derartigen Befunden eine fundamentale Bedeutung beizumessen, wie es CARPENTER thut, indem er die innerste Schicht als „proper wall" der übrigen äußeren Schalenmasse als einem „supplementären Skelett" gegenüberstellt.

Was die Farbe der Kalkschalen der Thalamophoren anbetrifft, so sind dieselben meistens farblos, doch kommen verschiedene Ausnahmen von dieser Regel vor. So zeichnen sich Polytrema, Discorbina, Globigerina rubra d'ORB., Truncatulina rosea d'ORB., verschiedene Rotalien durch eine schön rosarote Färbung aus (Fig. 16), Cymbalopora ist rotbraun, Carpenteria utricularis CARTER braungelb, Carpenteria Raphidodendron MÖB. blau, etc. Bei solchen gefärbten Formen fragt es sich, wo wir den Farbstoff zu suchen haben, d. h. ob die Kalkmasse oder die Schalenhaut gefärbt ist. Hierüber giebt uns, ebenso wie bei den soeben besprochenen morphologischen Fragen, eine vorsichtige Entkalkung der Schale Aufschluß: verschwindet die Färbung nach dieser Operation mit dem Kalk, so muß sie an den letzteren gebunden gewesen sein; ist dies nicht der Fall, so bleibt nur die Schalenhaut als Träger der Farbe übrig, und so verhält es sich denn auch. Figur 17 zeigt uns den entkalkten Körper einer gefärbten Thalamophore, sehr ähnlich der auf der vorhergehenden Figur dargestellten lebenden Form (beide nach M. SCHULTZE). An demselben ist deutlich zu sehen, daß die organische Grundlage der Schale gefärbt ist, und zwar die innere Schalenhaut. Daß die chitinige Grundlage der Träger der Färbung ist, hätten wir schon a priori vermuten können, denn schon bei den Geschlechtern mit einfacher Chitinschale begegneten wir Fällen, wo die letztere, die ja den Schalenhäuten entspricht, gelb bis braun gefärbt war. Wir bemerkten dort zugleich, daß die Färbung sich erst mit zunehmendem Alter der Schalenhaut einstellt, und dasselbe können wir auch bei den kalkschaligen Thalamophoren beobachten. Auch bei diesen ist es Regel, daß die letzte oder mehrere der letzten Kammern, die ja naturgemäß auch die jüngsten sind, noch der Färbung entbehren (Fig. 16—18),

---

1) BÜTSCHLI, Protozoa, S. 26—27.

zuweilen ist dieselbe nur auf die ältesten Kammern beschränkt. — Wir sehen also, daß sich auch in dieser Beziehung die Schalenhaut der Kalkschalen als die direkte Fortsetzung der primitiven Chitinschale erweist.

Durch ungleichmäßige Auflagerung von Kalkmasse können die verschiedenartigsten Reliefverzierungen auf der Schalenoberfläche entstehen, wie knopfförmige Erhabenheiten, Stacheln, Rippen, Leisten, Kämme, punkt- oder grubenförmige Einsenkungen, netzförmige oder areoläre Strukturen (Fig. 215, 222, 240—242). Es offenbart sich hierin eine große Mannigfaltigkeit. Die Kalkmasse, aus welcher diese Verzierungen bestehen, ist stets unperforiert und charakterisiert sich daher besonders bei den Perforaten als das Produkt einer sekundären Auflagerung, indem sie die Porenöffnungen der äußeren Schalenfläche teilweise verdeckt und sich von der perforierten ursprünglichen Schalenwand scharf abhebt. Dies ist jedoch kein Grund, ebensowenig wie bei dem oben erwähnten sogenannten „supplementären Skelett“ Carpenter's, eine prinzipielle Verschiedenheit anzunehmen. Hier wie dort haben wir weiter nichts als eine Schichtendifferenzierung vor uns, denn auch die Reliefverzierungen einer Schale sind weiter nichts als eine oder möglicherweise mehrere übereinander lagernde Schichten, die nur nicht in ihrer ganzen Flächenausdehnung gleichmäßig und kontinuierlich entwickelt sind. Die Entstehung dieser Verzierungen ist ein Spezialfall des Dickenwachstums der Schalenwand.

Hat die letztere in dieser oder jener Weise, durch lokale Erhabenheiten oder gleichmäßig aufgelagerte Schichten, eine beträchtliche Mächtigkeit erreicht, so können wir zuweilen die interessante Beobachtung machen, daß sich in ihr gruben- oder flaschenförmige Einsenkungen und Höhlen entwickeln. Solchen Bildungen begegnen wir z. B. bei den mächtig entwickelten Schalen der Tiefsee-Globigerinen (Fig. 23 a) und bei einigen Lagenen (Fig. 24). Dieselben wiederholen die Form einer Lagena im kleinen, sie machen den Eindruck von einkammerigen Schalenhöhlungen, die in die dicke Wand der Schale eingearbeitet sind und sich nach außen öffnen. Auch diese bisher problematischen Gebilde finden ihre ungezwungene Erklärung durch unsere Auffassung von dem Lageverhältnis der Schale zum Weichkörper, durch die Annahme, daß die Schale dem Weichkörper nicht auf-, sondern eingelagert ist und an ihrer Außenseite von einer Exoplasmaschicht überdeckt wird. Wir müssen diese Höhlen betrachten als Behältnisse für

das die Schale umfließende Exoplasma. Dieselben gewähren dem extracortikalen Exoplasma einen geschützten Aufenthalt, ebenso wie die Höhlung der eigentlichen Schale dem von ihr umschlossenen Sarcode-Komplex, es sind Stationen oder Centralstellen für das die Schale umfließende Exoplasma, welche demselben einen gewissen Grad von Konzentration und eine stärkere Entwickelung ermöglichen. Man kann diese Höhlen der Schalenwand als sekundäre Schalenhöhlen der eigentlichen Schalenhöhle als der primären gegenüberstellen. — Diese Höhlungen der Schalenwand schließen sich den infolge von Reliefverzierungen entstehenden flachen, punkt- oder grubenförmigen Einsenkungen an und sind als eine unmittelbare Weiterbildung solcher Bildungen zu betrachten, die uns den Übergang zu komplizierteren Einrichtungen zeigen. Besonders instruktiv hierfür sind die Befunde, mit welchen uns Brady an seiner Nodosaria intercellularis bekannt gemacht hat. Betrachtet man die Schalenoberfläche dieser Art bei schwächerer Vergrößerung (Fig. 25 a), so erscheint dieselbe mit Längsrippen besetzt, von denen jede eine Reihe von Poren trägt. Diese Poren durchbohren jedoch nicht als gewöhnliche Schalenporen die Schalenwand, sondern führen in ebenso viele flaschenförmige Hohlräume, die innerhalb jeder Rippe in einer Reihe angeordnet sind. Die Genese dieser Einrichtung haben wir uns folgendermaßen zu denken. Die Schale war ursprünglich mit einfachen Längsrippen besetzt, die getrennt nebeneinander herliefen. Während der Weiterentwickelung des Schalenbaues näherten sich dieselben paarweise, so daß immer von zwei Rippen eine tiefe Furche eingefaßt wurde; dadurch, daß die Rippen diese Furche nach oben überwölbten, wurde aus der letzteren ein Gang, der nur durch einen Spalt nach außen mündete (Fig. 25 b). Endlich wurde dieser Gang dadurch, daß in ihm dicht hintereinander Querwände auftraten, in eine Reihe von zahlreichen Kammern abgeteilt, von denen jede nur durch einen Porus nach außen mündete (Fig. 25 c). Durch diesen Entwickelungsvorgang wird bei Nodosaria intercellularis ein Bau der Schalenwand erzeugt, welcher die Einrichtungen von sekundären Schalenhöhlen in weit ausgiebigerem Maße gewährt, als dies bei den vereinzelten flaschenförmigen Einsenkungen bei Globigerina möglich war, und von hier ist nur noch ein Schritt zu einem geschlossenen Kanalsystem, welches bei den höher entwickelten Thalamophorengeschlechtern die Schalenwände durchzieht und eine hochgradige Komplikation erreichen kann (Fig. 26). Es bildet dann ein sekundäres System von Hohlräumen, welches

die dicke Schalenwand zwischen den primären Kammern durchzieht.

Bisher haben wir uns nur mit den Vorgängen des Dickenwachstums der Schale beschäftigt, dieselben bewirken nur eine Verstärkung der Schalenwand, nicht aber eine Vergrößerung der ganzen Schale und deren innerer Hohlräume, hierzu ist ein Längenwachstum notwendig, zu dessen Betrachtung wir uns nunmehr zu wenden haben.

Schon vom Dickenwachstum konnten wir drei Formen unterscheiden. Bei den primitiven chitinschaligen Typen war noch so gut wie kein Dickenwachstum vorhanden, bei den Imperforaten fand das Dickenwachstum gleichmäßig statt und bei den Perforaten in rhythmischen Absätzen. Das Gleiche ist beim Längenwachstum der Fall. Einige Formen zeigen überhaupt noch kein Längenwachstum, andere vergrößern ihre Schale durch gleichmäßiges Weiterwachsen, und wieder andere endlich durch ein rhythmisches, ruckweises Wachstum.

Zu der ersten Gruppe gehören die chitinschaligen Geschlechter und einige Kalkschaler, wie z. B. Lagena. Bei ihnen wird die einkammerige Schale gleich in ihrer bleibenden Gestalt und Größe angelegt, und eine nachträgliche Vergrößerung derselben durch Längenwachstum findet nicht statt (Fig. 7—9, 24, 222, 240—242, 245).

Andere Monothalamien, wie z. B. Cornuspira, zeigen ein anhaltendes kontinuierliches Längenwachstum. Die ursprünglich auch hier flaschenförmige Kammer zieht sich zu einer langen, spiralig aufgerollten Röhre aus (Fig. 261, 263).

Die große Mehrzahl der Thalamophoren vergrößern ihre Schale durch ein rhythmisches, ruckweise erfolgendes Längenwachstum, wodurch dieselbe in eine Reihe von hinter einander liegenden Kammern zerlegt wird (Polythalamia, vergl. die zahlreichen Figuren). Diesen für die Thalamophorenschalen so charakteristischen Wachstumsmodus haben wir uns in seinem Verlaufe etwa folgendermaßen vorzustellen. Nachdem in der oben geschilderten Weise die Bildung einer ersten Kalkschale vollendet ist (Fig. 11), tritt in dem Schalenbau zunächst eine Ruhepause ein. Der Sarcodekörper füllt die Schale nicht völlig aus, sondern am Mündungspol ist immer noch Platz genug, daß sich die ausgestreckten Pseudopodien gelegentlich vollständig in die schützende Schale zurückziehen können, und daß dem Weichkörper außerdem noch ein weiteres

Wachstum innerhalb der Schale ermöglicht wird. Allmählig muß jedoch ein Stadium eintreten, wo dieser Reserveraum durch das Wachstum des Rhizopoden ausgefüllt ist (Fig. 12), die Pseudopodien können dann nicht mehr in die Schale eingezogen werden, und die Sarcode droht aus der letzteren überzufließen. Ist dies Stadium erreicht, so beginnt eine neue Periode der Schalenbildung, und der Zellkörper des Rhizopoden schickt sich an, vor der Mündungsöffnung seiner Schale, die ihm zu klein geworden ist, eine neue Kammer anzubauen. Er dehnt sich, jedenfalls durch vermehrte Wasseraufnahme und hierdurch herbeigeführte Zunahme der Turgescenz beträchtlich aus, quillt zu einem großen Teil aus der Pylomöffnung der Schale hervor und nimmt vor derselben die Größe und Form der neu zu bildenden Kammer an. Die Bildung der neuen Kammer geschieht jedenfalls genau nach dem Typus der Schalenbildung, wie wir ihn oben bei der Entstehung der ersten Kammer schilderten. Innerhalb des Exoplasma wird die Schale zunächst als dünne Schalenhaut angelegt (Fig. 13), dieselbe verstärkt sich zur festen Chitinschale, in der dann auch bald die Kalkeinlagerung beginnt (Fig. 14) und nach den Gesetzen des Dickenwachstums fortschreitet, bis die definitive Wandstärke erreicht ist. Sobald die neue Kammer den nötigen Festigkeitsgrad erlangt hat, daß sie sich selbst zu halten vermag, zieht sich der Rhizopodenkörper wieder zu seiner gewöhnlichen Konsistenz zusammen und hat nun wieder eine Zeit lang Platz zum Wachsen, bis ihm auch die so vergrößerte Schale zu klein geworden ist, worauf sich derselbe Vorgang wiederholt und einer weiteren Kammer den Ursprung giebt, und so fort. Ein solches ruckweise stattfindendes Wachstum ist einmal aus der Gliederung der Schale in Kammern und dann daraus zu erschließen, daß man nie einer jüngsten unvollendeten Kammer begegnet. Das teilweise Zurücktreten des Weichkörpers nach der Bildung einer Kammer geht daraus hervor, daß die jüngste Kammer, wie schon M. Schultze beobachtete, fast niemals ganz mit Sarcode erfüllt ist, sondern nur ein Gespinnst von Protoplasmafäden enthält, dasselbe Verhältnis, dem wir bei den chitinschaligen Formen begegneten, bei denen sich der Weichkörper nach der Bildung der Schale auch wieder von derselben zurückzieht (Fig. 9). Die Anlage einer neuen Kammer muß sehr schnell geschehen, so daß wir beinahe von einem „Lorikationsmoment“ (Haeckel) reden können; wir werden diesem Wachstumsmodus auch bei den Polycystinenskeletten wieder begegnen und sehen, daß wir es hier mit einem bei den Rhizopoden

allgemeingültigen Wachstumsgesetze zu thun haben. Ist die Grundlage einer neuen Kammer durch einen „Lorikationsmoment“ gebildet, so kann durch den Prozeß des Dickenwachstums die definitive Stärke und Ausgestaltung der Wand allmählig herbeigeführt werden. Hierbei werden dann bei der Bildung jeder Kammerwand die phylogenetischen Entwickelungsstadien der kalkigen Thalamophorenschale durchlaufen werden: das weiche Schalenhäutchen, die feste Chitinschale, die Kalkschale. Beim Wachstum der polythalamen Thalamophorenschalen lösen sich Längswachstum und Dickenwachstum in periodischem Wechsel ab, schnell verläuft die Periode des Längenwachstums, der „Lorikationsmoment“, darauf folgt die allmähliche Ausgestaltung der Schalenwand durch Dickenwachstum. Beim Wachstum der polythalamen Schalen gilt es als Regel, daß jede neugebildete Kammer die vorhergehende ältere an Größe übertrifft. Dies wird verständlich, wenn wir bedenken, daß der Sarcodekörper bei der Bildung jeder neuen Kammer durch Wachstum um einen Teil zugenommen hat. Wenn das Verhältnis des zur Kammerbildung hervorgewölbten Protoplasmateiles zum übrigen Protoplasmakörper dasselbe bleibt, so wird der Inhalt einer dreikammerigen Schale eine größere Sarcodemenge ausschicken und somit eine größere Kammer bilden als eine gleiche zweikammerige Form. Das Wachstum einer Thalamophore und ihrer Schale ist in steigender Progression begriffen, die Kammerabschnitte der letzteren nehmen von der ältesten und kleinsten bis zur jüngsten und größten Kammer stetig an Größe zu (Fig. 16), zuweilen begegnet man jedoch Formen, bei denen die letzten Kammern wieder an Größe abnehmen (Fig. 27), diese müssen wir als Individuen betrachten, die am Ende ihres Schalenwachstums angelangt sind. Das allmählige Schwächerwerden desselben spricht sich in der Größenabnahme der Kammern aus. Bei der Mehrzahl der Formen, bei denen die Kammern bis zuletzt an Größe zunehmen, können wir nie genau wissen, ob sie völlig ausgewachsen sind, während man dies Schalen mit kleiner Endkammer sofort ansieht. Man kann die letzteren hiernach passend als geschlossene Formen bezeichnen im Gesatz zu den offenen, bei denen auch die Frage, ob sie ausgewachsen sind oder nicht, offen gelassen werden muß.

In vereinzelten Fällen kommt auch mitten in der Reihe eine im Wachstum zurückgebliebene Kammer vor (Fig. 28). Solche Vor-

kommnisse sind Abnormitäten, die an der allgemeinen Geltung des eben Gesagten nichts ändern. Sie werden begründet sein durch zeitweilig eingetretene ungünstige Bedingungen, wie wir ähnliche Verschiedenheiten in der Stärke der Entwickelung ja auch bei den Jahresringen der Bäume beobachten können.

Dickenwachstum sowohl wie Längenwachstum beruhen auf Bildung von Schalenmaterial, auf Anlagerung von kohlensaurem Kalk, und es tritt nun noch die Frage an uns heran, ob vielleicht auch Resorptionsvorgänge bei der Gestaltung der kalkigen Thalamophorenschalen eine Rolle spielen. Seiner Zeit sprach ich mich[1]), wenn auch nicht gegen die Möglichkeit, so doch gegen die Wahrscheinlichkeit einer Kalkresorption bei Thalamophorenschalen aus. Durch direkte Beobachtung wird sich diese Frage auch wohl schwerlich so bald entscheiden lassen, es giebt aber noch einen anderen Weg, dieses Problem zu lösen, und zwar die vergleichende Beobachtung von Befunden an bereits gebildeten Schalen, und ich glaube, daß thatsächlich Fälle vorliegen, welche nur durch Resorptionsvorgänge erklärbar sind und mich daher auch nötigen, im Gegensatz zu meiner früheren Ansicht Kalkresorption als thatsächlich vorkommend anzunehmen. Beispiele dieser Art, welche wirklich zwingend sind, sind, wie sich erwarten läßt, natürlich sehr vereinzelt, die beiden folgenden glaube ich jedoch als solche anführen zu können. — Zunächst eine Beobachtung von VERWORN an Polystomella, die ich mit seinen eigenen Worten wiederzugeben mir erlaube[2]): „Wenn man hier eine neugebildete Kammerwand von vorn betrachtet, so ist dieselbe über und über mit feinen Poren bedeckt, aber von den Löchern, die durch die übrigen Kammerwände in die Röhrchen hineinführen, ist hier noch nichts zu bemerken (Fig. 29a). Erst nach längerer Zeit, wenn wieder eine neue Kammer gebildet werden soll, findet man diese Löcher in der letzten Kammerwand (Fig. 29b)." — Ein anderer instruktiver Fall wurde von MÖBIUS[3]) konstatiert an seiner Carpen-

1) Radiolarienstudien, Heft I, Jena, G. Fischer, 1889, S. 87—88. — Betrachtungen über den Bau der Rhizopodenschalen. Biolog. Centralbl., 1889, Bd. IX, S. 341—342.

2) Ich erlaube mir diese Notiz einer brieflichen Mitteilung Dr. VERWORN's zu entnehmen, die beiden erläuternden Abbildungen 29 a u. b stammen aus den „Biologischen Protistenstudien (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1888, XLVI, 4, S. 463) desselben Autors.

3) K. MÖBIUS, Foraminifera von Mauritius, 1880.

teria Raphidodendron. Die Kalkhülle, mit welcher sich dieser festsitzende und strauchförmig verzweigte Rhizopode (Fig. 280) umkleidet, ist in ihren älteren Teilen von zahlreichen Poren durchbohrt. Verfolgen wir jedoch einen Ast nach seinem weiterwachsenden Ende hin (Fig. 30), so bemerken wir, wie die Zahl der Poren immer mehr abnimmt und dieselben immer weniger dicht stehen, bis sie endlich am äußersten Zweigende gänzlich fehlen. Hieraus ist zu entnehmen, daß zunächst eine solide Kalkmasse abgeschieden wird; erst später, wenn die Wand durch Dickenwachstum allmählig zuzunehmen beginnt und das Zweigende unterdeß schon ein Stück weitergewachsen ist, stellen sich vereinzelte Poren ein, zwischen denen nach und nach immer neue entstehen, bis endlich die ganze Wand von dicht stehenden Poren durchsetzt ist. Hier werden demnach ebenso wie bei Polystomella ausgestreckte Pseudopodien eine Minierarbeit in der Kalkmasse ausführen, bis sie dieselbe endlich durchbrochen haben. Ebenfalls durch Kalkresorption wird man sich die Entstehung eines Seitenzweiges (Fig. 30 rechts) bei Carpentaria vorzustellen haben, dieselbe wird von einer einfachen Pore ausgehen (Fig. 31 a). Ein eine Pore durchströmendes Pseudopodium wird sich verstärken und seine Pore in demselben Maße durch Kalkresorption erweitern, wie es selbst durch vermehrten Protoplasmazufluß an Dicke zunimmt (Fig. 31 b). Bald wird an der Basis des Sarcodestranges die Bildung eines Kalkwalles beginnen (Fig. 31 c), und zwar in der Weise, daß eine daselbst stattfindende Kalkbildung die Schalenhaut an dem äußeren Umkreis des Porenkanals, und zwar da, wo die Chitinauskleidung desselben in die äußere Schalenhaut übergeht, ausstülpt und vor sich hertreibt. Die Kalkresorption greift unterdeß immer weiter um sich, so daß die Einmündungsstelle des Seitenkanals in den Hauptstamm immer mehr an Umfang zunimmt, während der Wall an der Basis des hindurchtretenden Sarcodestranges zur Wand des Seitenastes auswächst (Fig. 31 d). Daß die Entwickelung eines Seitenastes so verlaufen muß, ergiebt sich aus einer Reihe von einfachen Überlegungen. Eine Durchbrechung von bereits gebildeter Kalkwand und eine allmähliche Erweiterung der Durchbruchstelle muß deshalb stattfinden, weil die Seitenäste meist von älteren, bereits verkalkten Stammteilen auswachsen und von noch dünnen Sarcodesträngen ihren Ausgang nehmen (Fig. 280); daß hierbei an eine bereits vorhandene Durchbruchstelle, an einen der vielen Porenkanäle angeknüpft wird, erscheint natürlich, auf jeden Fall muß

mit einem dünnen Durchbruch der Anfang gemacht werden. Aber nicht nur während des Durchbruchs des Seitenastes und an seiner Durchbruchstelle muß eine Kalkresorption stattfinden, sondern auch während seiner ganzen Entwickelung und in seiner ganzen Länge, und zwar deshalb, weil die Zweige des Carpenteria-Stockes dünn angelegt werden und erst mit zunehmendem Alter dicker werden, nur unter dieser Voraussetzung ist der Bau einer Carpenteria verständlich, die von einer mächtigen Basis starke Hauptäste aussendet, die sich nach ihren fortwachsenden Enden zu allmählich mehr und mehr verjüngen (Fig. 280). In demselben Maße, wie durch fortschreitende Kalkablagerung unter der äußeren Schalenhaut ein Ast an Umfang zunimmt, erweitert sich sein innerer Hohlraum dadurch, daß unter der inneren Schalenhaut Kalk resorbiert wird. Die Kalkresorption wird vielleicht durch Säureproduktion bewerkstelligt, die von der inneren Exoplasmalage ausgeht. Das Wachstum und die Gestaltung unseres als Beispiel gewählten Carpenteria-Stockes geschieht also durch zwei antagonistische Prozesse, die sich unter äußerer und innerer Schalenhaut abspielen. Hierbei ist es wahrscheinlich, daß die Kontinuität der Schalenhaut stets gewahrt wird, die Schalenhaut gehört zum Organismus des Rhizopoden, ist seine Zellmembran und als solche, wenn auch nicht organisiert, so doch organisch und kann durch intussusceptionelles Wachstum sich ausdehnen; anders der kohlensaure Kalk, er steht zum Organismus in keiner näheren Beziehung, ist eine tote anorganische Einlagerungsmasse der Zellhaut und einer Ausdehnung nicht fähig, er muß aufgelöst und entfernt werden, wenn er nicht einer Ausdehnung hinderlich im Wege stehen soll. — Die beiden angeführten Beispiele werden zu dem Nachweis genügen, daß Resorption von kohlensaurem Kalk bei Thalamophorenschalen thatsächlich vorkommt, und dies erscheint mir von fundamentaler Wichtigkeit, denn wir haben somit bei der Erklärung der Schalengestaltung nicht ausschließlich an den Vorgang der Kalkanlagerung zu denken, sondern müssen mit den beiden Faktoren der Apposition und Resorption von Baumaterial rechnen. Eine andere Frage ist allerdings, in welcher Verbreitung Resorptionsvorgänge eine Rolle spielen. Nur selten liegen die Verhältnisse so günstig, wie bei unseren beiden gewählten Beispielen, und im allgemeinen ist große Vorsicht ratsam, ehe man einen Befund als das Produkt einer Kalkresorption

anspricht. Eine diesbezügliche kritische Untersuchung der einzelnen Formen gehört jedoch nicht in den Rahmen unserer Betrachtungen, wo es sich nur darum handelt, die Prinzipien der Schalenbildung darzustellen.

Nur in ganz vereinzelten Fällen wird Kieselsäure in die Cuticulaschale eingelagert. BRADY[1]) beobachtete dies bei einer Miliola, die vom Challenger aus einer Tiefe von 3950 Faden gehoben wurde. Die Schale derselben besteht aus einer äußerst dünnen homogenen Kiesellamelle. Daß hier an Stelle des kohlensauren Kalkes Kiesel getreten ist, beruht vielleicht darauf, daß die in Rede stehende Miliola in einer Meerestiefe lebt, wo Kalkschalen keinen Bestand mehr haben. Es ist ja eine bekannte Thatsache, daß in den Bodenablagerungen unterhalb von etwa 2000 Faden die sonst in großen Mengen vorhandenen Kalkbestandteile, besonders Thalamophorenschalen, verschwinden, die in diese Tiefen hinabsinkenden Kalkschalen müssen also wohl infolge der eigenartigen Natur des Wassers in der Tiefsee gelöst werden. Vielleicht ist also die Kieselschale dieser Tiefseemiliola eine Anpassung an die Existenzbedingungen der Tiefsee. Dann ist hier noch der ebenfalls von BRADY[2]) konstatierte Fall von Reophax nodulosa anzuführen, wo das Cement der aus Sandkörnern agglutinierten Schale ein rein kieseliges sein soll. — Interessant ist die aus diesen Befunden hervorgehende Thatsache, daß an Stelle des Kalkes zuweilen Kieselsäure treten kann, immerhin ist es aber nur ein Ersatz des kohlensauren Kalkes, dem sonst bei den Thalamophoren die unbestrittene Herrschaft zukommt, die Kieselsäure ist dafür, wie wir später sehen werden, berufen, bei einem anderen Skelettbildungstypus eine herrschende Rolle zu übernehmen.

Außerdem wird noch Eisenoxyd oft in das Schalencement bei agglutinierenden Thalamophoren aufgenommen. Es zeigt sich also, daß der Thalamophorenkörper die Fähigkeit besitzt, verschiedene anorganische Verbindungen dem Meereswasser zu entziehen und zum Aufbau seiner Schalen zu verwenden, nur ist es erwünscht, daß hierüber noch eingehende Untersuchungen angestellt werden.

c) Die Verstärkung der Cuticulaschale durch mechanische Einlagerung von Fremdkörpern.

Außer der Verstärkung der primitiven Cuticulaschale durch

---

1) BRADY, Challenger-Report, pag. 131.
2) Ebenda., pag. 286.

chemische Einlagerung besitzen die Thalamophoren auch die Fähigkeit, geformte Bestandteile aufzunehmen und ihrer Schale einzufügen. Hierzu können alle die Partikel benutzt werden, die den Boden zusammensetzen, auf welchem die betreffenden Protisten gerade leben, vorausgesetzt, daß sie zur Körpergröße der letzteren in einem brauchbaren Verhältnis stehen. Zunächst kommen hier als die verbreitetsten Bodensedimente Schlamm und Sand in Betracht, wonach die sich ihrer als Baumaterial bedienenden Thalamophoren auch als Sandschaler bezeichnet werden, außerdem werden noch Skelette und Skelettelemente anderer Organismen, wie sie sich gerade in der Bodenablagerung vorfinden, verbraucht. Diese Methode des An- und Einklebens von Fremdkörpern in die Schalenwand wird einmal für sich alleine zur Verstärkung der Cuticulaschale gebraucht, dann aber auch bei einer großen Anzahl von Geschlechtern und Arten mit der Kalkeinlagerung kombiniert. Wir werden im Folgenden zunächst diejenigen Schalenbauten betrachten, die ausschließlich aus zusammengeklebten Fremdkörpern bestehen, um uns dann in einem folgenden Abschnitt mit denjenigen Typen zu beschäftigen, welche die Agglutination von Fremdkörpern mit der Einlagerung von kohlensaurem Kalk vereinigen, und zu sehen, welche Schlüsse sich aus denselben inbezug auf das Verhältnis der Kalkschaler zu den Sandschalern ziehen lassen. —

Die Agglutination von Fremdkörpern behufs Schalenbaues [1]) steht in nächster Beziehung zu einer Grundfunktion des lebenden Protoplasma, und zwar zur Nahrungsaufnahme. Der Gehäusebau läßt sich unmittelbar von der Nahrungsaufnahme ableiten und, wenn es erlaubt ist, sich auf dem Gebiete der Physiologie des Gleichnisses eines Stammbaumes zu bedienen, kann man die Funktion des Gehäusebaues als einen Seitenzweig betrachten, der aus dem Hauptstamme des Stoffwechsels, den Funktionen der Nahrungsaufnahme und der Exkretion, hervorwächst. — Bei unseren Rhizopoden wird die Nahrung vermutlich in zweierlei Form aufgenommen, einmal gelöst aus dem umgebenden Medium und dann in Gestalt von festen Körpern. Während man die erstere Art der Nahrungsaufnahme mit der Einlagerung von kohlensaurem Kalk in Beziehung bringen kann,

---

1) Vergl. hierzu auch die Abschnitte über Nahrungsaufnahme und Gehäusebau bei Verworn, Psycho-physiologische Protistenstudien, Jena 1889, S. 146—154.

muß man den Aufbau der Schalenwand aus Fremdkörpern von der letztgenannten Ernährungsweise ableiten. In beiden Fällen sind es zugleich mit der Nahrung aufgenommene unbrauchbare Bestandteile, die gewöhnlich als Exkrete wieder ausgeschieden werden; unsere Rhizopoden haben sich jedoch diese Exkrete zu Nutzen gemacht, indem sie dieselben als brauchbare Sekrete zum Schalenbau verwenden. In vielen Fällen lassen sich die der Schale eingefügten Körper direkt als die unverdaulichen Überreste einer stattgehabten Mahlzeit bezeichnen, so fand, um nur ein Beispiel anzuführen, Möbius [1]) bei Haliphysema Tumanowiczii Bow. „zwischen den Nadeln des Köpfchens einzellige Algen, kleine Zellengruppen mehrzelliger Algen, Gliedmaßen von Copepoden und andere organische Dinge, die ohne Zweifel als Nahrungsbeute festgehalten wurden". Es ist auch nicht unwahrscheinlich, daß die so häufig zum Schalenbau verwandten Protistenschalen teilweise noch mit dem lebenden Organismus erbeutet werden und auf diese Weise sowohl zur Ernährung wie zum Schalenbau dienen, meist werden sie allerdings wohl schon im abgestorbenen und leeren Zustande dem Bodensediment entnommen werden. Es ist bekannt, daß von verschiedenen Amöben zugleich mit der Nahrung Sand und Schlamm des Bodens, über den diese Protisten hinkriechen, aufgenommen wird; besonders ausgeprägt zeigt ein solches Verhalten Pelomyxa, deren Sarcodeleib häufig von Sandkörnern ganz erfüllt ist (Fig. 32). Diese Befunde sind von großem Interesse, denn sie lehren uns die Genese des Schalenbaues der agglutinierenden Rhizopoden verstehen. Ebenso wie ein kompliziertes Organ nie unvermittelt auftritt, sondern durch Funktionswechsel aus einem einfacheren entsteht, ist auch bei unseren Thalamophoren die höhere Funktion des Gehäusebaues aus der primitiven Grundfunktion der Ernährung hervorgegangen. Es leuchtet dies sofort ein, wenn man den Verlauf des Gehäusebaues bei einer einfachen Form von Anfang bis zu Ende verfolgt.

Wir wählen hierzu Difflugia urceolata Carter, bei welcher dieser Vorgang von Verworn [2]) mit der wünschenswertesten Genauigkeit beobachtet wurde. Derselbe brachte mehrere der Versuchsorganismen in ein Uhrschälchen, als Baumaterial stellte er ihnen

1) Möbius, Foraminifera von Mauritius, S. 73.

2) Verworn, Biologische Protisten-Studien. Zeitsch. f. w. Zool., 1888, Bd. XLVI, S. 455—470, u. Taf. XXXII.

fein pulverisiertes farbiges Glas zur Verfügung. Die Protisten krochen zwischen dem Glaspulver umher, welches die Stelle des Sandes vertrat und den Vorteil bot, daß es sich leicht von dem bereits früher von den Difflugien aufgenommenen und verarbeiteten Sande unterscheiden ließ. Nach und nach wurde eine ganze Menge dieser Glassplitter von den ausgestreckten Pseudopodien erfaßt und in das Körperinnere befördert, also gefressen; präparierte man von einer solchen Difflugia eine Schalenhälfte ab, so konnte man sich leicht von der Anwesenheit der Glaskörper im Sarcodekörper überzeugen (Fig. 33 a). Nach einiger Zeit schreitet die Difflugia zur Vermehrung durch Zweiteilung. Die Pseudopodien werden eingezogen, und statt ihrer quillt aus der Pylomöffnung das Protoplasma wulstförmig hervor. Die herausgedrungene Protoplasmapartie schwillt mehr und mehr an, bis sie endlich Größe und Form der Mutterschale erreicht hat, zu gleicher Zeit setzt sich auch der Klumpen der aufgenommenen Glaskörper in Bewegung, strömt durch das Pylom hindurch nach außen (Fig. 33 b) und verteilt sich endlich an der Oberfläche des hervorgedrungenen Protoplasmakörpers. Durch die jedenfalls gleichzeitig stattfindende Bildung der Schalenhaut werden dann die Sandpartikel zu einer einheitlichen Schale verbunden (Fig. 33 c), mit der nach vollendeter Teilung die eine Teilhälfte als selbständige Difflugie davonkriecht.

Die Substanz der Schalenhaut, in welche die Fremdkörper eingekittet werden, spielt bei den agglutinierenden Geschlechtern die Rolle eines die letzteren zusammenhaltenden Cementes. Wenn die Schalenhaut reich mit kalkigen Bestandteilen besetzt ist, läßt sie sich leicht demonstrieren. Dies zeigt das auf Fig. 34 dargestellte Stammstück einer Haliphysema, bei demselben ist das aus kohlensaurem Kalk bestehende Baumaterial durch Essigsäure gelöst, und die Schalenhaut tritt als ein weiter Schlauch zu Tage, an welchem nur noch die kieseligen Teile erhalten sind. Bei einigen Formen wird zuweilen die Incrustierung mit Fremdkörpern sehr mangelhaft (Difflugia spiralis), ja kann manchmal ganz fehlen, so daß auch hier die primitive Cuticulaschale wieder sichtbar wird, ebenso wie uns verschiedene chitinschalige Süßwasserformen, bei denen gelegentich vereinzelte Fremdkörper an der Schale angeklebt getroffen werden, die nahen Beziehungen zwischen der primitiven Chitinschale und den Sandschalen vor Augen führen.

Die Natur des Materiales, welches zum Schalenbau verwandt

wird, muß sich, wie begreiflich, nach dem Boden richten, auf welchem die Protisten leben, da dieselben ja nur das Material sich aneignen können, welches ihnen gerade zur Verfügung steht. Im Süßwasser ist dies meist Quarzsand, dem oft Diatomeenschalen beigemischt sind (Fig. 33 b und c die ältere Schale), größere Abwechselung bietet das Meer, wo außer den schlammigen und sandigen Sedimenten besonders noch die protistogenen Ablagerungen, wie Globigerinen-, Radiolarien- und Diatomeenschlamm, in Betracht kommen. Infolgedessen kann ein und dieselbe Form an verschiedenen Lokalitäten einen ganz verschiedenen Habitus zur Schau tragen, und man könnte auf derartige Vorkommnisse das Sprichwort anwenden „Kleider machen Leute". Als Beispiel hierfür möge Reophax scorpiurus MONTFORT dienen. Das bei 35 a dargestellte Individuum dieser Art hat auf sandigem Boden gelebt, hat daher eine sandige Schale, das Exemplar von 35 b setzt seine Schale aus den Kalkschalen kleinerer Thalamophoren zusammen, 35 c hat seine Schale mit Spongiennadeln beklebt, während endlich das Individuum von 35 d zwischen Korallenriffen der Tropen lebte und seine Schale daher aus dem hier vorhandenen groben Kalkdetritus aufbaut.

Wir sehen also, daß die Rhizopoden d a s j e n i g e M a t e r i a l n e h m e n , w e l c h e s s i c h i h n e n g e r a d e d a r b i e t e t, gleichwohl können wir aber eine g e w i s s e Auswahl beobachten insofern, als die einen Formen mit g r o b e m Material arbeiten, die anderen jedoch stets nur f e i n e s u n d f e i n s t e s Material verwenden. Dies ruft die Vermutung wach, daß hier, auf der niedersten Stufe der Organisation, schon ein mehr oder weniger intellektuelles und instinktives Handeln vorliegt. Einer solchen Vermutung wurde auch schon von verschiedenen Forschern Ausdruck gegeben, bis neuerdings VERWORN [1]) entschieden gegen dieselbe Stellung nahm, und, wie mir scheint, mit Recht. Daß die einen Formen nur feines Material verwenden, ist nach VERWORN einfach darin begründet, daß dieselben nur kleine Partikel mit ihren Pseudopodien festzuhalten und aufzunehmen vermögen, andere Arten sind dagegen, vermutlich wegen der größeren Klebrigkeit und Zähigkeit ihres Protoplasmas, imstande, größere Körper zu ergreifen und der Schale einzufügen. Daß im letzteren Falle eine instinktive Vorliebe für grobes Material n i c h t vorliegt, geht daraus her-

1) VERWORN, Psycho-physiologische Protisten-Studien, S. 151—154.

vor, daß fast stets neben den großen Bausteinen auch kleinere in allen Abstufungen an der Schale vorhanden sind. Natürlich wird auch zuweilen der Fall eintreten, daß an einer Lokalität nur grober Sand oder größere Protistenschalen vorhanden sind, woraus es sich auch sehr einfach erklärt, daß hin und wieder Schalen vorkommen, bei denen ausschließlich größere Partikel verwendet sind. Vereinzelte Vorkommnisse giebt es allerdings, die der Erklärung größere Schwierigkeiten machen. Hierher gehört z. B. Technitella legumen Norman, deren Schale sich dadurch auszeichnet, daß sie aus zwei Mantelhüllen besteht, die aus verschiedenen Materialien hergestellt sind und sich scharf von einander absetzen, und zwar einer inneren Hülle aus feinen Spongiennadeln, die von einer äußeren aus grobem Sand überdeckt wird (Fig. 36 a und b). Es sind also hier zwei gänzlich verschiedene Schalen an demselben Individuum vereinigt. Die einfachste Erklärung hierfür wäre die, daß eine solche Form während der Entwickelung ihrer Schale eine Wanderung von einem Spongiensediment auf sandigen Boden vorgenommen hätte, diese Annahme ist aber einmal deshalb unzulässig, weil es nicht wahrscheinlich ist, daß so verschiedene Bodenablagerungen so unvermittelt nebeneinander liegen, wie es nach der scharfen Scheidung zwischen dem Schwamm- und dem Sandmantel der Fall sein müßte, und dann wäre es unverständlich, warum die Spongiennadeln stets die innere, der Sand stets die äußere Schicht der Schalenwand bildet, und nie umgekehrt[1]), wonach also die Rhizopoden nur von dem Schwammsediment auf den Sand, nie aber in entgegengesetztem Sinne gewandert sein müßten. Es muß also wohl der Boden aus Sand bestanden haben, dem Spongiennadeln beigemischt waren, und es bleibt nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß Technitella thatsächlich eine Sortierung des Materiales vorzunehmen imstande ist; dies ist jedoch immer noch kein Grund, eine intellektuelle Handlungsweise des Rhizopoden vorauszusetzen, sondern die Verhältnisse liegen vermutlich derart, daß nur die leichten und dünnen Schwammnadeln von der Sarcodeströmung durch das Pylom der Schale hindurch bis in das Innere geführt und dort von innen angesetzt werden konnten, bei den groben und vielleicht auch für den Transport ungeschickten Sandkörnern wird dies nicht gegangen sein, und sie konnten daher nur von der extrakortikalen Plasmalage von außen angeklebt werden.

---

1) Brady, Challenger-Report, p. 247.

Auch Brady ist der Meinung, dafs die Sandschicht nur von aufsen angeklebt sein könne: „That in all such cases the material is selected and incorporated by the sarcode enveloping the test, there can, I think, be no doubt“ (loc. cit.). Er vergleicht dieselbe mit der Sandhülle, mit welcher sich einige Kalkschalen nachträglich umgeben: „but it is an interesting fact in connection with the tendency exhibited by some other Foraminifera, notably Truncatulina lobatula“ (Fig. 41, 41 a), „to protect themselves under certain circumstances with a covering of sand“ (loc. cit.). Nachträglich mufs bei Truncatulina die Sandhülle deshalb gebildet worden sein, weil die Kalkschalen, wie wir oben sahen, stets nur durch Dickenwachstum nach aufsen hin zunehmen; eine Kalkschale mufs daher mit ihrer Ausbildung fertig sein, ehe die Anlagerung einer Sandkruste beginnen kann. Anders ist es bei den echten Sandschalern, bei denen, wie wir gleich sehen werden, sowohl nach aufsen wie nach innen gerichtetes Dickenwachstum der Schalenwand vorkommt. So wachsen bei Technitella legumen die beiden Schichten der Schale gleichzeitig, die eine nach innen, die andere nach aufsen, nur unter dieser Annahme erscheint mir wenigstens der merkwürdige Schalenbau dieser Spezies verständlich.

Die Beschaffenheit des Materiales übt einen bedeutenden Einfluß auf die Schalengestaltung aus. Formen, die sich groben Baumateriales bedienen, können ihre Bauten auch nur grob und unregelmäßig ausführen (Fig. 35 d), während feiner Sand und Schlamm sich beliebig formen läßt und eine Feinheit und Exaktheit in der Ausführung zuläßt, die hinter den Kalkschalen nicht zurücksteht (Fig. 37, 269). Höher entwickelte Formen mit komplizierter Schale können daher auch nur solche sein, deren Protoplasmakörper nur feines Material zum Schalenbau aufnimmt, während die primitiven Gestalten noch alles Material, welches sich ihnen darbietet, unterschiedlos verwenden können. Wie gewöhnlich, so geht auch hier mit der Weiterentwickelung eine Spezialisierung Hand in Hand; der morphologische Fortschritt der Sandschalen mußte begleitet resp. überhaupt erst möglich gemacht werden durch eine Veränderung der Thätigkeit der lebenden Sarcode, welche darin bestand, daß sie grobe Partikel nicht mehr festhielt und aufnahm. Infolgedessen muß natürlich auch die Verbreitung der höher entwickelten Sandschalen eine beschränktere sein, es wäre z. B. nicht denkbar, daß der in Figur 37 dargestellte Ammodiscus da seine Schale bilden und existieren könnte, wo dies den in den Figuren 35 a—d dargestellten Individuen von Reophax scorpiurus möglich war. — Instruktiv ist auch der Vergleich des inneren (Fig. 36 a) und äußeren (Fig. 36 b) Schalenmantels von

Technitella legumen. Der erstere, welcher aus den feinen Spongiennadeln besteht, hat eine regelmäßige Form und glatte Oberfläche, wird jedoch von der Sandkruste überdeckt, die der ganzen Form ein unregelmäßiges und rauhes Äußere verleiht.

Bei den Sandschalen findet neben dem Dickenwachstum der Schalenwand nach außen auch ein solches nach innen statt, und zwar häufig in sehr ausgiebigem Maße, was einen tiefgreifenden Unterschied in der Architektonik der Sand- und Kalkschalen bedingt. Das centripetale Dickenwachstum in den Sandschalen findet meist ganz ungleichmäßig statt, es entstehen sekundäre Septen und Auswüchse aller Art nach dem Schalenlumen zu, die ganz unregelmäßig untereinander verwachsen; oft dauert dieser Prozeß anhaltend fort, so daß die älteren Teile einer Schale gänzlich massiv und von Baumaterial erfüllt werden, welches nur von einem Gewirr feiner Kanäle durchsetzt wird (Fig. 38). Dieser Ansatz des Baumaterials von innen bekundet die nahe Verwandtschaft des Schalenbaues mit der Nahrungsaufnahme. Die Aufnahme von Sand und Schlamm durch die Pseudopodien und der Transport und Ansatz des Materiales nach innen dauert mechanisch fort, obgleich hierdurch ganz unzweckmäßige Resultate erreicht werden, indem sich der Rhizopode seine eigenen Wohnräume verbaut und sein Gehäuse unnütz beschwert. Ebenso, wie wir oben sahen, daß die Auswahl des Materiales ein rein mechanischer Vorgang ist, sehen wir dies hier auch inbezug auf die Verwertung desselben beim Schalenbau: würde der letztere durch eine intellektuelle Handlungsweise geleitet, so würden solche Unzweckmäßigkeiten nicht vorkommen. — Zuweilen findet das Dickenwachstum nur nach innen oder nur nach außen statt, man kann dies wenigstens erschließen, wenn man Folgendes in Erwägung zieht. Zuerst wird die Form der Schale durch die primitive Schalenhaut regelmäßig angelegt; wird nun das aufgenommene Fremdkörpermaterial nur nach innen mehr oder weniger unregelmäßig angesetzt, so wird die regelmäßige Form außen gewahrt bleiben (Fig. 38); wird umgekehrt das Material nur außen angeklebt, so bleibt die ursprünglich angelegte Form innen erhalten (Fig. 39). Wodurch ein solches einseitiges Dickenwachstum bedingt wird, müssen wir allerdings dahingestellt sein lassen; die Formen, aus deren einfacher Betrachtung man auf einen einseitigen Wachstumsmodus schließen kann, sind auch nicht häufig, und man wird es als Regel hinstellen können, daß bei den agglutinierenden Thalamophoren der Ansatz von Bau-

material sowohl nach innen wie nach außen stattfindet, centripetales und centrifugales Dickenwachstum kombiniert auftritt.

### d) Die Beziehungen zwischen den agglutinierenden und kalkschaligen Geschlechtern.

Daß Beziehungen, und zwar sehr nahe Beziehungen zwischen den agglutinierenden und den kalkschaligen Thalamophoren bestehen, ergiebt sich aus zwei Reihen von Thatsachen, und zwar 1. aus der Gestalt der Schale und 2. aus der Struktur der Schale.

Inbezug auf die Gestalt der Schale zeigen eine große Reihe agglutinierender Formen die größte Übereinstimmung mit vielen kalkschaligen Typen. Die entsprechenden Formen der sandigen und der kalkigen Reihe gleichen einander vollständig, und nur in dem verschiedenen Baumaterial, dessen sich dieselben bedienen, ist ein Unterschied begründet. Dies mag die folgende Gegenüberstellung solcher isomorpher Formen, wie sie NEUMAYR in seinen „Stämmen des Tierreichs“[1]) giebt, erläutern:

| Sandige Reihe. | Kalkige Reihe. |
|---|---|
| Ammodiscus (Fig. 37) . . . . . | Spirillina, Cornuspira (Fig. 261) |
| Webbina . . . . . . . . . . . | Nubecularia |
| Nodosinella . . . . . . . . . | Nodosaria |
| Rheophax, Haplostiche . . . . | Nodosaria, Dentalina, Lagena |
| Haplophragmium, Trochammina, Endothyra | Marginulina, Christellaria, Nonionina, Sphaeroidina, Globigerina, Rotalia |
| Cystammina . . . . . . . . . | Allomorphina. |

Aber auch was die Struktur der Schale anbetrifft, stehen sich sandige und kalkige Thalamophoren nicht schroff gegenüber, sondern in vielen Fällen läßt sich im Gegenteil ein ganz allmählicher Übergang von der agglutinierenden zur kalkigen Bauart nachweisen. In erster Linie gilt dies für die Familie der Textilariden: „The minute structure of the test in the Textularidae displays greater variety than in almost any other group of Foraminifera of similar extent. In some species the shell-wall is thin, calcareous, transparent, and perforate, whilst in others it is coarsely arenaceous, and rough

1) S. 166—167.

externally; and, between these extremes, almost every variety of texture may be met with" [1]) (vergl. Fig. 40). Daher ist es vollständig unmöglich, eine Grenze zwischen sandigen und kalkigen Textilariden zu ziehen, und man pflegt infolgedessen, was auch Brady in seinem Challenger-Werke thut, hier eine Trennung zu unterlassen und sandige sowohl wie kalkige Formen mit den zahlreichen Übergängen in derselben Familie zu vereinigen. Bei allen übrigen Thalamophoren trennt man dagegen die agglutinierenden Formen von den kalkigen und vereinigt sie sämtlich in einer Familie der Lituoliden; um der Übereinstimmung in der Schalengestalt Rechnung zu tragen, spricht man dann, wie erwähnt, von den kalkschaligen Geschlechtern isomorphen Formen. Ob dies Verfahren berechtigt ist, ist freilich eine andere Frage, denn eine nähere Betrachtung der Verhältnisse lehrt, daß auch hier Übergänge zwischen agglutinierender und kalkiger Bauart vorhanden sind. Besonders bei Milioliden zeigt sich die Tendenz, Sand von außen an die Kalkschale anzukleben, oft nur vereinzelte Körner, zuweilen jedoch in solcher Menge, daß man von außen nicht unterscheiden kann, ob man es mit einer kalkigen oder rein sandigen Schale zu thun hat (Nubecularia lucifuga, Miliolina agglutinans, Miliolina crassatina, Miliolina triquetra, Planispirina celata). Aus einem Querschliff durch die Schale geht dann hervor, daß die Wand derselben zu einem großen Teil sandig ist und nur noch an der Innenseite eine Kalkschicht aufweist, welche die Höhlungen der Kammern auskleidet und häufig so dünn ist, daß sie der bedeckenden Sandschicht gegenüber ganz in den Hintergrund tritt [2]). Nur durch diese dünne Kalkauskleidung sind derartige Milioliden von den miliolidiformen Lituoliden unterschieden, ein Unterschied, der wohl eine praktischen Zwecken dienende systematische Trennung ermöglicht (weshalb auch die gebräuchliche Trennung nicht zu verwerfen ist), keineswegs aber gegen einen nahen genetischen Zusammenhang spricht. Bei den übrigen Thalamophoren, besonders der großen Mehrzahl der perforaten Typen, scheinen auf den ersten Blick auffallenderweise Übergänge in der Schalenstruktur zu fehlen und sich die isomorphen Formen der sandigen und kalkigen Reihe unvermittelt gegenüberzustehen; betrachten wir hingegen die Thalamophorenfauna der älteren geologischen Formationen, so sehen wir, daß diese Trennung zwar in der Jetzt-

1) Brady, Challenger-Report, pag. 355.
2) Ebendas. p. 131.

zeit besteht, früher aber ein ebenso naher Zusammenhang vorhanden war, wie dies heute noch bei den Textilarien und Milioliden der Fall ist. So verknüpft die Gattung Nodosinella in der Steinkohlenformation mit ihrer zwischen sandiger und kalkiger Bauart schwankenden Schale die sandschalige Formengruppe Rheophax mit Nodosaria und Dentalina, und ebenfalls im Carbon bildet Endothyra die Brücke von den Lituoliden zu den Rotaliden, Polystomelliden und Globigeriniden. Mit Endothyra nahe verwandt ist Fusulinella, die den Übergang zu den kalkschaligen Fusuliniden bildet.

Wir sehen also, daß sowohl die Form als auch die Struktur der Schale auf den unmittelbaren genetischen Zusammenhang der agglutinierenden und kalkschaligen Thalamophoren hinweist. Die nächste Frage, die uns nun entgegentritt, ist die, welcher Art dieser Zusammenhang ist, d. h. welche von den beiden Gruppen wir als die ältere zu betrachten haben. Hier scheint uns NEUMAYR das Richtige getroffen zu haben, welcher diese Frage in der neuesten Zeit in ebenso klarer wie umsichtiger Weise behandelt und meiner Ansicht nach auch gelöst hat [1]). Nach NEUMAYR sind die sandigen Thalamophoren die älteren [2]), aus dem zusammenhängenden Formenkomplex der Sandschaler haben sich dann die Kalkschaler entwickelt, ihr Ursprung ist jedoch kein einheitlicher, sondern an mehreren Stellen hat ein Übergang von der agglutinierenden zur kalkigen Bauart stattgefunden.

Die Richtigkeit dieser Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse unter den Thalamophoren ergiebt sich 1. aus der vergleichend-morphologischen Betrachtung der Formen und 2. aus den paläontologischen Befunden.

Ausschließlich agglutinierend sind die primitivsten Formen, ausschließlich kalkig die kompliziertesten, während die in der Mitte stehenden

---

1) M. NEUMAYR, Die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der schalentragenden Foraminiferen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1887, Bd. XCV, Abt. I, S. 156—186, und M. NEUMAYR, Die Stämme des Tierreiches, Wien, 1889.

2) Die Vermutung, dafs die sandschaligen Thalamophoren älter sind als die kalkschaligen, spricht schon W. B. CARPENTER aus (Biological Results of a Cruise in H. M. S. „Valorous". — Foraminifera. Proc. Roy. Soc. London, 1877, vol. XXV, pag. 227.

## Tabelle der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse unter den Thalamophoren nach NEUMAYR[1]).

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| **Irregulär agglutinierende Entwickelungsstufe** | **Astrorhiziden** | | | |
| **Regulär agglutinierende Entwickelungsstufe.** | **A.**<br>**Cornuspiriden-Typus**<br>Ammodiscus.<br>Silicina.<br>Agathammina. | **B.**<br>**Textilariden-Typus.**<br>Agglutinierende Textilariden. | **C.**<br>**Lituoliden-Typus.**<br>Lituola im weitesten Sinne (Haplophragmium, Haplostiche, Rheophax u. s. w.).<br>Trochammina.<br>Endothyra.<br>Stacheia.<br>Nodosinella.<br>u. s. w. | **D.**<br>**Fusuliniden-Typus.**<br>Fusulinella p. p<br>Agglutinierende Formen. (Vermutlich an Endothyra anschliefsend.) |
| Kalkige Entwickelungsstufe. | (Perforat und imperforat.)<br>1. Imperforate Reihe.<br>a) Cornuspiriden.<br>Cornuspira.<br>b) Milioliden.<br>Ophthalmidium.<br>Planispirina.<br>Spiroloculina.<br>Biloculina.<br>Triloculina.<br>Quinqueloculina.<br>c) Peneropliden.<br>Hauerina.<br>Vertebralina.<br>Peneroplis.<br>Orbiculina.<br>Orbitolites.<br>? d) Alveolinen.<br>2. Perforate Reihe.<br>Spirilliniden.<br>Spirillina.<br>Involutina.<br>Problematina. | (Perforat.)<br>Kalkschalige Textilariden.<br>? Chilostomellen ? | (Perforat.)<br>1. Nodosarien-Reihe.<br>Nodosariden (Lageniden).<br>Nodosaria.<br>Lagena.<br>Dentalina.<br>Frondicularia.<br>Cristellaria.<br>Marginulina.<br>Polymorphina.<br>Uvigerina.<br>2. Endothyren-Reihe.<br>a) Zweigreihe der Polystomelliden.<br>Nonionina.<br>Polystomella.<br>b) Zweigreihe der Globigeriniden.<br>Sphaeroidina.<br>Globigerina.<br>Pullenia.<br>Orbulina.<br>c) Zweigreihe der Rotaliden. | (Perforat und imperforat.)<br>1. Imperforate Reihe.<br>Fusulinella.<br>2. Perforate Reihe.<br>Fusulina.<br>Hemifusulina.<br>Schwagerina. |

1) NEUMAYR, Stämme des Tierreichs, S. 198.

| | | | |
|---|---|---|---|
| | | aa) Rotaliden. | |
| | | Cymbalopora. | |
| | | Discorbina. | |
| | | Planorbulina. | |
| | | Truncatulina. | |
| | | Pulvinulina. | |
| | | Rotalia. | |
| | | Calcarina. | |
| | | Amphistegina. | |
| | | Tinoporus. | |
| | | Carpenteria? | |
| | | bb) Cycloclypeiden. | |
| | | Cycloclypeus | |
| | | Orbitoides. | |
| | | ? | |
| | | Nummulitiden. | |
| | | Operculina. | |
| | | Nummulites. | |

Formen sowohl in sandiger als auch in kalkiger Bauart vertreten sind (isomorphe Formen) und zwischen sich, wie oben gezeigt wurde, allmähliche Übergänge von der einen zur anderen Bauart aufweisen. Die Formentypen der sandigen Reihe unterscheiden sich jedoch von den entsprechenden Formen der kalkigen Reihe dadurch, daß sie entsprechend ihrer niederen Stellung auch weniger differenziert sind, Differentialcharaktere sind weniger ausgeprägt, und der Zusammenhang der Formen ist demgemäß ein größerer als bei den Kalkschalern. Die gesamten morphologischen Verhältnisse weisen darauf hin, daß die Entwickelung der Thalamophoren von den primitiven Sandschalern ihren Ausgang genommen hat, und zwar von den irregulären Astrorhiziden. Von hier aus ging die Entwickelung nach verschiedenen Richtungen hin auseinander. In demselben Maße, als sich aus dem zusammenhängenden Wuste der irregulären Sandschaler bestimmte Formtypen herausdifferenzierten, wurden die Entwickelungsrichtungen immer bestimmter, immer schärfer voneinander unterschieden, und noch mehr gesteigert wurde dieser Differenzierungsprozeß, als in den einzelnen Stämmen der Umschwung von der agglutinierenden zur kalkigen Bauart stattfand. Auf dieser Übergangszone liegen die sandigen und kalkigen isomorphen Formen. Ihren Höhenpunkt erreicht die Entwickelung endlich in den kompliziertesten Formen der verschiedenen Typen, die ausschließlich der kalkigen Bauart angehören und keine isomorphen Vorläufer mehr unter den Sandschalern besitzen. Der Stammbaum der Thalamophoren mit verstärkter Cuticulaschale besteht demnach aus einigen (nach Neumayr 4) Haupt-

stämmen, die nur tief unten an der Wurzel, bei den irregulären Astrorhiziden, zusammenhängen und immer mehr divergieren, je mehr in ihnen die Entwickelung eines bestimmten Formtypus fortschreitet. Am weitesten sind die äußersten Spitzen des strauchförmigen Stammbaumes, welche von den kompliziertesten Kalkschalern eingenommen werden, voneinander entfernt. (Vergl. hierzu die vorstehende Tabelle NEUMAYR's.)

Diese vergleichend-morphologischen Resultate werden bestätigt durch die paläontologischen Ergebnisse. Diese lassen uns allerdings, wie bei den meisten anderen Organismengruppen, so auch hier im Stich, wo es sich um das erste Auftreten und die frühesten phylogenetischen Entwickelungsvorgänge handelt, denn die älteste Thalamophorenfauna, welche uns in gutem Zustande überliefert ist, gehört dem Kohlenkalke an, und in ihr treten uns bereits die hauptsächlichsten Typen in scharfer Differenzierung und großem Formenreichtum entgegen. Vergleichen wir jedoch diese Fauna der Kohlenformation mit den Thalamophorenfaunen der jüngeren Ablagerungen, so können wir konstatieren, daß die Sandschaler, hier noch in großer Menge vorhanden, später den kalkigen Geschlechtern gegenüber immer mehr zurücktreten. So überwiegen in der Kohlenformation die sandschaligen Typen noch die kalkschaligen, im Lias ist die Zahl der Kalkschaler schon doppelt so groß, wie die der Sandschaler und im Tertiär übertreffen die ersteren die letzteren um das Drei- bis Vierfache. Es sind dies Befunde, aus denen klar hervorgeht, daß die Sandschaler als die ältesten Thalamophoren früher noch stark vertreten waren und erst während des Verlaufes der paläontologischen Entwickelung von den jüngeren Kalkschalern mehr und mehr zurückgedrängt wurden. Auch wurde oben bereits erwähnt, daß früher noch viele Übergänge zwischen der agglutinierenden und kalkigen Bauart existierten, die heute fehlen (Agathammina, Nodosinella, Endothyra, Fusulinella der Kohlenformation), und daß nur bei einigen Typen, den Textilariden und Milioliden, die Trennung zwischen sandiger und kalkiger Entwickelungsstufe auch heute noch nicht endgiltig vollzogen ist. — Aus der morphologischen Betrachtung sahen wir, daß die Sandschaler primitiver sind als die Kalkschaler, die Paläontologie lehrt uns, daß sie auch älter sind als die Kalkschaler.

Die Verwandtschaftsverhältnisse unter den Thalamophoren im einzelnen weiter auszuführen, ist hier nicht der Ort, denn einmal haben wir in der vorliegenden Arbeit nur die Aufgabe, die Prin-

zipien des Schalenbaues festzustellen, und dann wird der Versuch, bei den formschwankenden Thalamophoren einen Stammbaum zu konstruieren, immer problematischer, je mehr man sich in Einzelheiten verliert. In ihren Hauptzügen scheinen sich die Verwandtschaftsverhältnisse der Thalamophoren, wie aus diesen Zeilen hoffentlich hervorgeht, mit einiger Sicherheit eruieren zu lassen, die Beziehungen der enger begrenzten Gruppen zu einander festzustellen ist jedoch ein Unternehmen, welches durch die weiten Variationsgrenzen dieser Rhizopoden und die überaus zahlreichen Analogiebildungen und Konvergenzerscheinungen nahezu unmöglich gemacht wird. Wer sich näher über die Phylogenie der Thalamophoren zu unterrichten wünscht, ist auf NEUMAYR's „Stämme des Tierreichs" zu verweisen, in welcher dieser der Wissenschaft leider so früh durch den Tod entrissene Autor eine treffliche Schilderung dieser Rhizopodenabteilung entwirft, wie sich dieselbe dem augenblicklichen Stande unserer Erkenntnis darstellt. Zur allgemeinen Orientierung wird die vorstehende Tabelle NEUMAYR's hinreichen. Auf der irregulär agglutinierenden Entwickelungsstufe, in dem Formenkomplexe der Astrorhiziden, ist eine Differenzierung in bestimmte Entwickelungsrichtungen noch nicht erkennbar. Von hier aus beginnen sich dann allmählich 4 divergente Entwickelungsrichtungen herauszubilden, jeder derselben liegt ein spezifischer Formtypus zu Grunde, der auf der regulär agglutinierenden Entwickelungsstufe angelegt und auf der kalkigen Entwickelungsstufe weiter ausgeführt wird. Der erste dieser 4 Typen ist der Cornuspiriden-Typus (A) (Fig. 37, 261—265). Der Anfangsteil desselben spaltet sich da, wo er von der sandigen zur kalkigen Entwickelungsstufe übergeht, dichotomisch, der eine der beiden Zweige nimmt imperforate, der andere perforate Schalenstruktur an. Der erstere erlangt die stärkste Entwickelung, ihm gehört eine große Menge von Formen an, die eine kontinuierliche Reihe bilden von der einfachsten Cornuspira bis zu dem hochkomplizierten Orbitolites. Diese Formenreihe läßt sich in 3 Hauptgruppen, die Cornuspiriden, Milioliden und Peneropliden, einteilen, woran sich vielleicht noch die in ihrer Stellung zweifelhaften Alveolinen anschließen lassen. Dem perforaten Zweige gehören nur wenige einfache Formen an. Der Textilariden-Typus (Fig. 269, 40), durch zwei- bis mehrreihige Anordnung der Kammern ausgezeichnet, setzt sich von der sandigen Entwickelungsstufe aus nur auf kalkig perforate Formen fort. Der differenzierteste und formenreichste der 4 Hauptstämme ist der Lituolidentypus (Fig. 251—260, 16, 24, 26—28, 35, 36, 38, 41, 222,

232, 240–242, 245, 268, 272, 273, 279, 280), bei welchem schon auf der agglutinierenden Entwickelungsstufe eine Spaltung in zwei Seitenzweige stattfindet. Dereine derselben beginnt mit der sandigen Nodosinella, an die sich die Nodosarienreihe der kalkigen Entwickelungsrichtung anschließt ihr gehören die Nodosariden (Nodosaria, Laena, Cristellaria etc.) an. Die Stammform des anderen größeren Zweiges, der Endothyrenreihe, ist Endothyra. Beim Übergang zur kalkigen Entwickelungsstufe geht dieselbe in 3 verschiedene Zweigreihen, nämlich die Polystomelliden, Globigeriniden und Rotaliden über. Völlig zweifelhaft ist die Stellung der Nummulitiden, die sich vielleicht noch am ehesten dem Lituolidentypus anschließen, als Parallelformen zu Orbitolites des Cornuspiridentypus. Der Lituolidentypus ist auf der kalkigen Entwickelungsstufe durchweg perforat. Der 4. Hauptstamm ist der Fusulinidentypus, der eine kleine Formengruppe repräsentiert, die ausschließlich auf das paläozoische Zeitalter beschränkt ist. Die sandige Fusulinella zweigt sich wahrscheinlich von Endothyra ab und läßt aus sich beim Übergang zur kalkigen Bauart eine imperforate und eine perforate Zweigreihe hervorgehen.

Dies Neumayr'sche Thalamophorensystem ist unserer Ansicht nach der gelungenste Versuch, welcher bisher auf diesem für eine Klassifikation so schwierigen Gebiete unternommen wurde. Sein Hauptvorzug beruht besonders darauf, daß es nicht, wie es bei den älteren Systemen fast durchgehend der Fall ist, ein Merkmal, wie die sandige und kalkige oder die undurchbohrte und durchbohrte Beschaffenheit der Schale, einseitig betont, sondern den Thatsachen allseitig Rechnung trägt. Daher kommt es auch, daß es Widersprüche, die aus einer solchen einseitigen Betrachtungsweise entspringen, auflöst, meiner Ansicht nach der beste Beweis dafür, daß es in seinen Grundzügen der Wahrheit, d. h. der natürlichen Verwandtschaft der Thalamophoren entspricht. Wichtig sind in dieser Hinsicht besonders folgende zwei Punkte. Die Bedeutung des Baumaterials der Schale, ob sandig oder kalkig, war von jeher ein vielumstrittenes Problem. Die einen leugneten dieselbe völlig, indem sie auf die zahlreichen Übergänge zwischen den Thalamophoren mit agglutinierender und kalkiger Bauart hinwiesen, mußten jedoch infolgedessen dem Umstande ratlos gegenüberstehen, daß die sandigen Formen einen zusammenhängenden Komplex repräsentieren, während dies bei den Kalkschalern nicht in dem Grade der Fall ist. Die andern Forscher hielten den Unterschied im Schalenmaterial für so wichtig, daß sie die sandigen Formen unter dem Namen der Lituoliden völlig

von den kalkigen trennten, ein Verfahren, welches ebenfalls mit den Thatsachen im Widerspruch steht, indem es den zahlreichen isomorphen Formen keine Rechnung trägt, die sandigen Geschlechter von den ihnen entsprechenden kalkschaligen nur deshalb trennt und in die Familie der Lituoliden verweist, weil sie aus anderem Materiale hergestellt sind. Außerdem wird eine derartige künstliche Klassifikation durch die zahlreichen Übergänge zwischen sandiger und kalkiger Bauart Lügen gestraft. NEUMAYR vereinigt in seinem System, welches die zusammenhängende Gruppe der primitiven sandigen Thalamophoren als das Fundament hinstellt, aus welchem sich die Kalkschaler polyphyletisch entwickelt haben, das Richtige beider Auffassungsweisen unter gleichzeitiger Vermeidung ihrer auf Einseitigkeit beruhenden Fehler und der aus denselben entspringenden Widersprüche. Das Gleiche gilt für die Auffassung der Beziehungen zwischen den imperforaten und perforaten Kalkschalen. Von den früheren Autoren wurde meist die Struktur der Schale einseitig betont und ihr eine so fundamentale Bedeutung beigemessen, daß man nach ihr perforate und imperforate Thalamophoren als 2 Hauptgruppen der Kalkschaler scharf trennte und gegenseitige Beziehungen derselben für ausgeschlossen hielt. Hiermit stand die Thatsache im Widerspruch, daß zahlreiche isomorphe Formen mit durchbohrter und undurchbohrter Schalenwand existieren, es hieße der Natur Zwang anthun, wenn man dieselben, wie z. B. Cornuspira und Spirillina oder Fusulinella und Fusulina, auseinanderreißen und in zwei ganz verschiedenen Abteilungen unterbringen wollte. Im Gegensatz hierzu sprachen andere Forscher der Schalenstruktur wieder jede Bedeutung ab, ihnen mußte dann aber der Umstand höchst unbequem sein, daß zwischen perforater und imperforater Struktur durchaus keine Übergänge vorkommen, wie dies bei sandigen und kalkigen Schalen so häufig zu beobachten ist. Wie meistens, so war auch hier der Mittelweg der richtige, Imperforate und Perforate sind miteinander verwandt, aber nicht direkt, sondern durch das Bindeglied der sandschaligen Stammformen untereinander verbunden. Im Cornuspiriden- und Fusulinidentypus, wo perforate und imperforate Kalkschaler nebeneinander vorkommen, hat sich der Stamm der Sandschaler bei seinem Übergang zur kalkigen Bauart gabelig gespalten, nach der einen Richtung hin entwickelte sich eine perforate, nach der anderen Richtung hin eine

imperforate Reihe. Bei den agglutinierenden Stammformen ist die Schalenstruktur noch unentschieden; eine bestimmte Struktur kann sich erst bei den homogenen Kalkschalen entwickeln, und so wird denn auch die Entscheidung zwischen perforater und imperforater Schalenstruktur getroffen, sobald der betreffende Stamm von der agglutinierenden zur kalkigen Entwickelungsstufe übergeht. Ein nachträglicher Übergang der einen Schalenstruktur in die andere scheint dann nicht mehr stattfinden zu können, wenn wir davon absehen, daß auf eine Perforatenschale häufig nach außen solide Kalkschichten abgelagert werden, denn hierbei bleibt ja stets die ursprüngliche perforierte Schale deutlich erhalten.

Fragen wir uns endlich, weshalb sich der Stammbaum der Thalamophoren in der eben angedeuteten Weise entwickeln mußte, so müssen wir uns zunächst bewußt werden, daß in der Aetiologie seiner Entwickelung zwei Faktoren zu unterscheiden sind, und zwar die Ursache der Differenzierung und die Ursache des Materialwechsels.

Wie bei allen übrigen Organismen, so findet auch im Stamme der Thalamophoren, wie wir sehen, eine Differenzierung, eine stetige Weiterentwickelung von niederen Formen zu höheren statt. Dieser Entwickelungsprozeß als solcher, welcher das Emporwachsen des Stammbaumes hervorruft, ist eine Eigenschaft des Lebens, welche sich in dem gesamten Reiche der Organismen wie in den einzelnen, größeren und kleineren Gruppen des natürlichen Systems betätigt. Durch welche treibenden Kräfte diese aufsteigende Entwickelung bedingt wird, ist uns noch ebenso ein ungelöstes Rätsel, wie das ganze Problem des Lebens, von dem diese Frage nur einen Teil bildet.

Eine andere Frage ist die nach der Ursache des Materialwechsels, d. h. weshalb während der phylogenetischen Entwickelung der Thalamophoren ein Umschwung von der agglutinierenden zur kalkigen Bauart stattgefunden hat. Wir sahen, daß dieser Prozeß des Materialwechsels in den 4 Hauptstämmen der Thalamophoren unabhängig auftrat, und dies haben wir als einen Fingerzeig dafür zu nehmen, daß derselbe nicht in der Konstitution des Protoplasma, sondern in den Bedingungen der Außenwelt begründet ist. Beruhte der Materialwechsel direkt auf der spezifischen Lebensthätigkeit der Sarcode, so müßte es ein großer Zufall sein, wenn er in den 4

Stämmen der Thalamophoren, die alle ganz verschieden geartet sind, in derselben Weise wiederkehrte; es wäre nicht einzusehen, weshalb nicht der eine oder andere Stamm sich ruhig agglutinierend fortentwickelt hätte und weshalb bei der Weiterentwickelung regelmäßig ein Übergang von der agglutinierenden zur kalkigen Bauart und nicht auch einmal wieder ein Umschwung in entgegengesetzter Richtung stattfand und weshalb die einfachsten Formen agglutiniert, die kompliziertesten ohne Ausnahme kalkig sind. Ich glaube denn auch annehmen zu dürfen, daß die Ursache des Materialwechsels nicht in der Natur des Organismus selbst, sondern in erster Linie in der Beschaffenheit des Baumateriales, also eines in den Rhizopodenkörper aufgenommenen anorganischen Faktors der Außenwelt begründet ist [1]).

Die agglutinierende Bauart, welche sich zum Schalenbau der mehr oder weniger groben Sandpartikel und sonstiger Fremdkörper bedient, die einfach zusammengeklebt werden, ist eine verhältnismäßig rohe Methode, welche auch nur rohe und einfache Konstruktionen ermöglicht, wie uns jeder Blick auf entsprechende Sandschaler ad oculos demonstriert (Fig. 35a—d, 36b etc.). Für die primitiven Formen reicht sie jedoch noch vollständig aus und tritt wahrscheinlich bei ihnen auch deshalb zuerst als Verstärkung der Cuticulaschale auf, weil ihre Entwickelung wegen ihrer nahen Verwandtschaft mit der Grundfunktion der Nahrungsaufnahme, wie wir oben sahen, vermittelt und angebahnt ist. Aber schon bei den Sandschalern können wir verschiedentlich beobachten, wie nur feines Material zum Schalenbau ausgewählt und verwandt wird, und dies besonders bei Formen, deren feinere Ausführung durch grobe Sandpartikel nicht mehr möglich wäre (Fig. 37, 269). Durch solchen feinen Sand und Schlamm, auch zuweilen aus Spongiennadeln, können Bauten hergestellt werden, die an Exaktheit der Ausführung den Kalkschalen kaum nachstehen, immerhin genügen aber solche agglutinierte Schalen nicht allen Ansprüchen, welche die erhöhte Differenzierung des Thalamophorenstammes stellt, denn einmal findet sich feiner Schlamm nicht an allen Lokalitäten, und legt daher den auf ihn angewiesenen Thalamophoren eine unliebsame Beschränkung in der Verbreitung auf, und dann wird agglutiniertes Baumaterial, so fein

1) Kurz berührt habe ich diesen Punkt schon in meinen „Betrachtungen über den Bau der Rhizopodenschalen", Biolog. Centralbl., Bd. IX, 1889, S. 333—352.

es auch sein mag, doch nicht fein und besonders auch nicht fest genug sein für die kompliziertesten Formverhältnisse. Die Thalamophoren müssen sich also, wollen sie die Vervollkommnung, welche die Fähigkeiten ihrer Sarcode während der phylogenetischen Entwickelung erfahren, am Schalenbau zur Geltung bringen können, nach einem geeigneteren Materiale umsehen, und dies bietet sich ihnen in dem kohlensauren Kalk. Kalksalze sind im Meerwasser überall gelöst vorhanden und umspülen und durchdringen mit dem letzteren den Sarcodekörper der Thalamophoren, wo sich dieselben im Meere auch befinden mögen. Wo sich das Bedürfnis der Schalenbildung geltend macht, brauchen diese gelösten Kalksalze nur aus dem Wasser niedergeschlagen zu werden, und diese abgeschiedene gleichmäßige Kalkmasse übertrifft das aus einzelnen Partikeln zusammengeklebte Schalenmaterial an Feinheit und Plasticität und Festigkeit bei weitem, das agglutinierte und das Kalkmaterial verhalten sich in diesen beim Schalenbau in Betracht kommenden Eigenschaften etwa zu einander wie Mörtel und auf galvanischem Wege niedergeschlagenes Metall. — Der Übergang von der agglutinierenden Bauart zum kohlensauren Kalk ist, wie wir oben sahen, in den 4 Hauptstämmen der Thalamophoren, kein plötzlicher und unvermittelter, sondern ein ganz allmählicher, wie aus zahlreichen, teils ausgestorbenen, teils noch lebenden Übergangsformen deutlich hervorgeht (Fig. 40). Bei den primitivsten Sandschalern, also besonders den Astrorhiziden (Fig. 251), werden die Sandkörner ausschließlich durch die Chitinmasse der primären Cuticulaschale zusammengehalten, allmählich werden jedoch daneben noch andere Substanzen als Cement benutzt und zwar besonders der kohlensaure Kalk, durch allmähliche Zunahme desselben unter gleichzeitiger Verringerung der Aufnahme von Sand ist dann der kontinuierliche Übergang zu den reinen Kalkschalern gegeben. Wir sehen, daß sich die phylogenetische Theorie Neumayr's und unsere tektonisch-ätiologische in der willkommensten Art und Weise ergänzen und gegenseitig stützen. Während Neumayr zeigt, daß aus der vergleichenden Morphologie und Paläontologie hervorgeht, daß die agglutinierenden Thalamophoren die älteren sind, aus denen sich erst später die Kalkschaler entwickelt haben, hoffe ich plausibel gemacht zu haben, weshalb mit der höheren Differenzierung ein Wechsel des Baumateriales Hand in Hand gehen mußte.

Ein weiterer Gesichtspunkt für die Notwendigkeit des Materialwechsels beim Schalenbau ergiebt sich uns aus der Überlegung, dafs nur den Kalkschalern eine pelagische Lebensweise möglich ist. Die primitiven Sandschaler, deren grobe Bauart sich auch darin ausspricht, dafs sie im Durchschnitt gröfser sind, als die Kalkschaler, sind an die kriechende Lebensweise auf dem Boden gebannt, von dem sie ihr Baumaterial beziehen. Erst durch den Übergang zur rein kalkigen Bauart werden die Thalamophoren vom Boden unabhängig und zur schwimmenden Lebensweise befähigt, denn Kalkmaterial können sie überall dem Meerwasser entnehmen.

Es ist möglich, ja sogar höchst wahrscheinlich, dafs diese oder jene kalkschalige Form infolge äufserer Verhältnisse wieder zur agglutinierenden Bauart zurückkehrte, ebenso wie auch heute bei Chitin- und Kalkschalern zuweilen die Aufnahme von Sandkörnern in die Schale zu beobachten ist. In einigen Fällen liegt die sekundäre Natur einer äufseren Sandhülle deutlich auf der Hand, wie z. B. bei der auf Figur 41 dargestellten Truncatulina lobatula. Bei derselben wird die festgewachsene Kalkschale von einer dicken Sandhülle überdeckt, so dafs man bei dem Anblick von aufsen einen einfachen Sandhügel zu erblicken glaubt (Fig. 41 a). Präpariert man jedoch die angeklebten Sandmassen ab, so tritt die primäre Kalkschale zu Tage, die in ihrer Form durch die Sandkruste in keiner Weise alteriert ist und sich mit glatter Oberfläche scharf gegen dieselbe absetzt (Fig. 41). Nur selten liegen jedoch die Befunde so durchsichtig, und den meisten kalkig-sandigen Schalen kann man es nicht ansehen (Fig. 40), ob sie einen Übergang von der agglutinierenden zur kalkigen Entwickelungsstufe oder etwa einen Rückschritt in umgekehrtem Sinne bezeichnen, und ebensowenig ist natürlich bei den rein sandigen Formen erkennbar, ob man es mit ursprünglichen oder sekundären, von kalkschaligen Vorfahren abzuleitenden Befunden zu thun hat. Der Übergang zur kalkigen Entwickelungsstufe bezeichnet, wie wir sahen, einen durch die gröfsere Plasticität des Kalkmateriales ermöglichten Fortschritt zu exakter und differenzierter ausgeführten Schalen; kehrt nun aus irgend einem Grunde eine kalkschalige Form zur agglutinierenden Bauart zurück, so wird auch die Formbildung der Schale einen entsprechenden Rückschritt erfahren, auf die rohere Tektonik der agglutinierenden Bauart zurückgedrängt werden. Wenn auch ein solcher Rhizopode von seinen kalkschaligen Vorfahren die Fähigkeit zu exakterem Schalenbau ererbt hat, so kann er dieselbe doch wegen des roheren Sandmateriales nicht mehr zur Geltung bringen. Eine Umkehr zur agglutinierenden Bauart wird daher auch nur bei Formen möglich sein, welche sich noch nicht weit von den Formen der Sandschaler entfernt hatten, ihnen noch isomorph sind. Die allgemeine Form der Schale wird dann dieselbe bleiben können, und nur die Ausführung derselben wird roher und einfacher, nicht ist jedoch ein Rückschritt zur agglutinierenden Bauart bei den kompliziertesten Kalkschalern, wie z. B. den Nummuliten, denkbar, der von einem Umsturz ihres ge-

samten Bauplanes begleitet sein müfste. Auf der Übergangszone von der agglutinierenden zur kalkigen Entwickelungsstufe im Bereiche der sandigen und kalkigen isomorphen Formen können Schwankungen in dem Baumateriale und gelegentliche Rückschritte von der kalkigen zur sandigen Entwickelungsstufe vorkommen, nicht aber bei den höchststehenden Kalkschalern, die in ihrer Entwickelungsrichtung schon zu sehr fixiert sind. Die allgemeine Entwickelung des Thalamophorenstammes nach den von Neumayr dargelegten Prinzipien wird durch solche gelegentliche Abweichungen natürlich so gut wie nicht alteriert, immerhin glaubte ich aber den vorstehenden Punkt berühren zu müssen, einmal weil die sich aus ihm ergebenden Gesichtspunkte mir von einiger allgemeiner Bedeutung erscheinen, und dann, um dem etwaigen Verdachte zu begegnen, als wollte ich die wechselvolle Gruppe der Thalamophoren in ein ausnahmsloses Schema zwängen.

Wir sind am Ende unserer Darstellung der Cuticulaschale bei den Thalamophoren angelangt. — Anhangsweise möge noch erwähnt werden, daß auch einzelne Heliozoen ihren Körper mit einer Hülle agglutinierter Fremdkörper (Sand, Diatomeenschalen) umgeben (Lithocolla, Elaeorhanis)[1]), die sich den eben besprochenen Sandschalen der Thalamophoren an die Seite stellen läßt. Diese Vorkommnisse stehen jedoch bei den Heliozoen ganz vereinzelt da, bei denselben übernehmen, wie wir später sehen werden, andere Skelettbildungstypen die herrschende Rolle. Die Cuticulaschale erlangt im Reiche der Rhizopoden bei den Thalamophoren die größte Bedeutung, sie ist hier der einzige Skelettbildungstypus, und an ihr spielen sich, wie wir sahen, die verschiedensten Differenzierungs- und Entwickelungsprozesse ab.

## III. Die Centralkapsel der Radiolarien.

Die Centralkapsel ist eine für die Radiolarien konstante und charakteristische Bildung. Sie besteht aus einer in ihren chemischen und physikalischen Eigenschaften mit der primitiven Chitinschale der Süßwasserthalamophoren übereinstimmenden Membran, welche in dem konzentrisch gebauten Radiolarienkörper eine innere Partie, welcher auch der Kern angehört, von den peripheren Teilen scheidet (Fig. 42).

Die erste Frage, welche uns inbezug auf die Centralkapsel entgegentritt, ist die, ob wir sie mit den Thalamophoren homologisieren können oder nicht. Beide, die Thala-

1) Bütschli, Protozoa, Taf. XIV, Fig. 4, 5.

mophorenschale sowohl wie die Centralkapsel der Radiolarien, gehören dem cuticularen Skelettbildungstypus an, sind als echte Cuticulaschalen zu bezeichnen, auch in chemischer und physikalischer Hinsicht stimmen sie, wie erwähnt, überein, es frägt sich also nur, ob ihr Lagerungsverhältnis im Rhizopodenkörper das gleiche ist; ist dies der Fall, nimmt die Centralkapsel im Schichtensysteme des Rhizopodenkörpers dieselbe Stellung ein, wie die Cuticulaschale der Thalamophoren, so steht einem phylogenetischen Vergleiche beider Bildungen nichts mehr im Wege. Die Mehrzahl der auf diesem Gebiete thätigen Forscher (Haeckel, Hertwig, Bütschli, Brandt) hat sich auch zu Gunsten einer Homologisierung von Centralkapsel und Thalamophorenschale ausgesprochen, dieselben fühlen auch die Notwendigkeit und das Bedürfnis, für beide Membranbildungen das gleiche Lagerungsverhältnis zum Zellkörper nachzuweisen, verwickeln sich aber bei in dieser Richtung angestellten Versuchen in Widersprüche, welche daher rühren, daß sie das Lagerungsverhältnis der Cuticulaschale nicht richtig auffassen.

Es stehen sich über diesen Punkt zwei Ansichten gegenüber, welche sich dadurch voneinander unterscheiden, dafs die einen bei dem zu ziehenden Vergleich von den Thalamophoren ausgehen, von den einfachen chitinschaligen Thalamophoren aus die Topographie des Radiolarienkörpers zu verstehen resp. abzuleiten suchen, während die anderen umgekehrt bei ihrem Vergleiche von der Centralkapsel der Radiolarien ausgehen. Die erstere Auffassungsweise, welche besonders von Bütschli [1]) vertreten wird, geht von den primitiven chitinhaltigen Thalamophoren aus; eine Thalamophore mit der sie nach aufsen hin umhüllenden Schale entspricht der Centralkapsel mit ihrem Inhalt, und der extrakapsuläre Teil des Radiolarienkörpers ist erst durch nachträgliches Hervorquellen von Sarcode nach aufsen entstanden, also auch nicht mit der Exoplasmalage der hüllenlosen Rhizopoden und der Thalamophoren zu vergleichen. Diese Auffassungsweise sieht sich bei konsequenter Durchführung im Widerspruch einmal mit ontogenetischen und dann mit vergleichend-anatomischen Thatsachen. Bütschli bemerkt a. a. O. sehr richtig, dafs, wenn seine Auffassung der Centralkapsel der Wahrheit entspricht, dies aus der Ontogenie der Radiolarien hervorgehen müsse, es müsse die Centralkapsel zuerst als oberflächliche Ausscheidung, homolog dem Schalenhäutchen der Thalamophoren, entstehen und erst nachträglich von hervorgedrungener Sarcode umhüllt werden. Über die Ontogenie der Radiolarien ist nun zwar noch so gut wie nichts bekannt, das Wenige aber, welches wir hierüber wissen,

1) Bütschli, Protozoa, S. 430—432.

steht gerade mit der Theorie Bütschli's im Widerspruch. Nach Karl Brandt[1]) scheint bei vereinzelten Radiolarien eine Centralkapsel noch nicht zur Ausbildung zu kommen oder erst auf einem sehr späten Entwickelungsstadium angelegt zu werden. So fehlt die Centralkapsel vermutlich während des ganzen Lebens bei Sphaerozoum neapolitanum, und bei Collozoum inerme kommt sie erst auf dem Stadium der Isosporenbildung zur Ausbildung, fehlt also noch während der ganzen vegetativen Lebensperiode dieses Rhizopoden. Bei beiden Formen ist jedoch auch bei dem Mangel einer scheidenden Kapselmembran Ento- und Exoplasma, entsprechend Intra- und Extracapsulum der mit einer Centralkapsel versehenen Radiolarien, scharf geschieden, und dazwischen bildet sich dann bei Collozoum inerme beim Eintritt in die reproduktive Lebensperiode erst die Kapselmembran aus. Es sind in diesen Fällen also schon vor Bildung der Cuticulaschale zwei Plasmazonen scharf geschieden, welche zweifellos dem Ento- und Exoplasma der primitiven nackten Rhizopoden homolog sind, und nicht entsteht das Extracapsulum der Radiolarien erst sekundär und nach Anlage der Centralkapsel durch nachträgliches Hervorquellen aus der letzteren nach aufsen. Bütschli sucht zwar diesen Befunden gegenüber seine Theorie zu verteidigen, indem er bemerkt, „dafs wir den Beobachtungen über centralkapsellose Radiolarien vorerst in dieser Frage keine entscheidende Bedeutung zuschreiben dürfen, da einerseits eine sehr zarte Centralkapselwand bei diesen doch zum Teil vorhanden sein kann, andererseits dagegen nicht hinreichend festgestellt scheint, ob bei diesen Formen überhaupt immer ein scharfer Unterschied zwischen zwei Protoplasmaregionen existiert“. Mir scheint hingegen keine Notwendigkeit vorhanden zu sein, einer Theorie zuliebe an den Untersuchungsergebnissen eines genauen Beobachters wie Brandt zu zweifeln, gleichwohl gebe ich jedoch die Möglichkeit zu, dafs der bei vereinzelten Arten beobachtete Mangel der Centralkapsel auf sekundärer Rückbildung der letzteren beruhen mag. Die Zweifel, welche unsere geringe Kenntnis von der Ontogenie der Radiolarien inbezug auf die Deutung der Centralkapsel noch offen lassen, werden aber durch die vergleichende Anatomie endgiltig beseitigt. Ein vergleichend-anatomischer Überblick über die Rhizopoden lehrt uns, dafs die Heliozoen diejenigen Rhizopoden sind, welche den Radiolarien am nächsten stehen, und welche den Übergang von den primitiven nackten Rhizopoden zu den hoch differenzierten Radiolarien vermitteln (z. B. Vampyrella). Bei verschiedenen Heliozoen ist eine periphere Exoplasmalage schon deutlich von einer centralen Entoplasmamasse geschieden, und das Exoplasma ist bei manchen Formen (Actinophrys, Actinosphaerium) von dicht gedrängten Flüssigkeitsvakuolen zu einem wabigen Gerüst aufgebläht (Fig. 58), offenbar der Beginn der Calymmabildung der Radiolarien. Es liegt durchaus kein Grund vor, dies Exoplasma der Heliozoen nicht mit dem extrakapsulären Teil des Radiolarienkörpers zu homologisieren, im Gegenteil vereinigen sich alle Befunde

1) Karl Brandt, Die kolonienbildenden Radiolarien des Golfes von Neapel.

dazu, die Heliozoen, ebenso wie inbezug auf die Gerüstbildung (vergl. den folgenden Abschnitt über das Achsengerüst), so auch in diesem Punkte als die Vorläufer und Anbahner der Radiolarienorganisation anzusprechen und anzunehmen, dafs bei der Entstehung der Radiolarien aus Heliozoen zwischen den beiden bereits differenzierten Körperschichten eine Kapselmembran zur Ausscheidung kam (Fig. 42). — Noch einen Punkt aus der Anatomie des ausgebildeten Radiolarienkörpers führt Bütschli zur Stütze seiner Auffassung an, indem er darauf hinweist, dafs bei den Radiolarien mit allseitig perforierter Centralkapsel, den Spumellarien und Acantharien, die Schichtung des Körpers zwar eine allseitig gleichmäfsige sei, hingegen bei den oskulosen Radiolarien, den Nassellarien und Phäodarien, die extrakapsuläre Sarcode ganz vorwiegend vor dem Osculum angesammelt sei und die anderen Teile der Centralkapsel nur als eine dünne Schicht überziehe. Meiner Ansicht nach ist dies Verhalten sehr natürlich; da, wo die Centralkapsel eine Hauptmündungsöffnung besitzt, wird sich die extrakapsuläre Sarcode deshalb hauptsächlich vor der letzteren ansammeln, weil hier der Verkehr zwischen Intra- und Extracapsulum der regste und infolgedessen auch die Lebensthätigkeit am gröfsten ist; keineswegs berechtigt dieser Befund aber zu dem Schlusse, dafs hier die extrakapsuläre Sarcode aus der Centralkapsel herausgequollen sei. Aufserdem müssen wir, wie wir gleich sehen werden, aus vergleichend-morphologischen Gründen die oskulosen Radiolarien von den porulosen ableiten, also auch die einseitige Ansammlung des Exoplasmas bei den ersteren als aus der gleichmäfsigen Schichtung (Fig. 42) infolge der Differenzierung einer Hauptachse sekundär hervorgegangen betrachten.

Wie wir sehen, stöfst der Versuch, von der Cuticulaschale der Thalamophoren aus Centralkapsel und Topographie der Radiolarien deuten zu wollen, wie es Bütchli unternimmt, auf unauflösliche Widersprüche, sehen wir nun zu, ob der zweite Weg zum Ziele führt, der von den Radiolarien seinen Ausgang nimmt. Wir nehmen den Radiolarienkörper als etwas Gegebenes an und betrachten die Centralkapsel als eine Membran, welche sich zwischen dem bereits differenzierten Ento- und Exoplasma anlegt. Von diesem Standpunkte aus harmonieren wir sowohl mit den Thatsachen der vergleichenden Anatomie als auch mit denen der Ontogenie; wir können ohne Schwierigkeit den genetischen Vergleich zwischen Heliozoen und Radiolarien durchführen und die kapsellosen Radiolarien ebenso verstehen wie das, was uns Brandt's Beobachtungen über die Anlage der Centralkapsel lehren. Unverständlich sind uns hingegen unter diesen Voraussetzungen die Thalamophoren, und wir werden auch auf diesem zweiten Wege wieder vor die Verlegenheit geführt, das Exoplasma der Thalamophoren und Radiolarien nicht homologisieren und die Lage der Thalamophorenschale und der Centralkapsel nicht vergleichen zu können. Die Centralkapsel legt sich der hergebrachten Auffassung gemäfs zwischen Ento- und Exoplasma an, die Thalamophorenschale dagegen als äufsere Umhüllung auf dem Exoplasma, in dem einen Falle liegt das Exoplasma aufserhalb der Cuticulaschale, in dem anderen Falle innerhalb derselben; identifizieren wir das Exoplasma der Thalamophoren und Radiolarien, so können

wir die Cuticulaschale beider Rhizopodenabteilungen unmöglich vergleichen, homologisieren wir dagegen Thalamophorenschale und Centralkapsel, so ist der Vergleich zwischen dem Exoplasma der Thalamophoren und dem Extracapsulum der Radiolarien von vornherein abgeschnitten, gehen wir bei dem Versuch eines Vergleichs der Cuticulaschalen, der erstgenannten Methode folgend, von den Thalamophoren aus, so bleibt uns die Herkunft des Extracapsulums resp. Exoplasmas der Radiolarien unverständlich, entschliefsen wir uns für diese letztere Methode, so suchen wir vergeblich nach einem Seitenstück des Extracapsulums bei den Thalamophoren.

Das Problem einer Vergleichung der Thalamophoren und Radiolarien wird widerspruchslos gelöst durch unsere Auffassung der Cuticulaschale. Der Kardinalfehler, welcher die bisher in dieser Richtung angestellten Versuche vereitelte, war die irrige Deutung der zu vergleichenden Befunde, bei den Thalamophoren sollte die Cuticulaschale an der Oberfläche des Exoplasmas ausgeschieden werden, letzteres also ausschließlich unterhalb der Schalenhaut liegen, die Centralkapsel der Radiolarien hingegen sollte auf der Grenze zwischen Entoplasma und Exoplasma abgeschieden werden, so daß das letztere dann ober- und ausschließlich außerhalb der Cuticulaschale zu liegen käme. In beiden Fällen würde die Cuticulaschale außerhalb des Exoplasmas liegen, nach unserer schon wiederholt erwähnten Auffassung entsteht sie jedoch innerhalb des Exoplasmaschlauches und teilt denselben somit in eine innere und äußere Schicht, bei den Thalamophoren ist, wie wir sehen, die die Schale überziehende äußere Schicht meist nur schwach entwickelt, weshalb sie bisher noch nicht in der gebührenden Weise beachtet und gewürdigt wurde, bei den Radiolarien hingegen entwickelt sich gerade diese äußere Exoplasmaschicht zu einem ansehnlichen Volumen und läßt das ganze Extracapsulum aus sich hervorgehen, es entsprechen sich also extrakortikales Exoplasma der Thalamophoren und Extracapsulum der Radiolarien. Wir wiesen bereits darauf hin (S. 209), daß unter gewissen Umständen die äußere Exoplasmaschicht auch bei den Thalamophoren mächtig calymmaartig entwickelt werden kann, in welchem Falle dann die prinzipielle Übereinstimmung in der Schichtung des Thalamophoren- und Radiolarienkörpers und die entsprechenden Homologien besonders deutlich in die Augen

springen (Fig. 272). Ebenso, wie uns unsere Auffassung der topographischen Lagerung der Cuticulaschale ein richtiges Verständnis der Thalamophorenschale, besonders deren Wachstumsvorgänge, an die Hand gab, erweist sie sich auch hier für eine widerspruchslose vergleichend-morphologische Auffassung der Centralkapsel als fruchtbar, ein Wahrscheinlichkeitsbeweis mehr, daß wir in ihr das Richtige getroffen haben.

Die Lage von Thalamophorenschale und Radiolariencentralkapsel im Rhizopodenkörper ist also die gleiche, einer Homologisierung beider Gerüstbildungen steht nichts mehr im Wege. Gleichwohl sei aber auf die Möglichkeit hingewiesen, daß beide Bildungen trotzdem unabhängig voneinander entstanden sind. Es ist leicht denkbar, daß bei zwei verschiedenen Rhizopoden, der Stammform der Thalamophoren und der Stammform der Radiolarien, infolge eingetretenen Bedürfnisses eine Stützmembran zur Anlage kam, und zwar an derselben Stelle des geschichteten Sarcodekörpers, zu demselben Zwecke und durch dieselbe Bildungsursache (funktionelle Anpassung, oben S. 211), und trotz dieser in jeder Hinsicht vollständigen Übereinstimmung würde man dann beide Bildungen nicht miteinander homologisieren können, denn zu dem Begriff des Homologen ist der genetische Zusammenhang, die Abstammung von einem gemeinsamen phylogenetischen Vorläufer erforderlich. Bei den höheren Organismen mit kompliziertem Körperbau kann man aus hochgradiger Übereinstimmung mit ziemlicher Sicherheit auf Homologie schließen, denn hier ist die Bildungsursache eines Organes keine einfache, sondern ein äußerst verwickelter Komplex zahlreicher Bildungsfaktoren, der Bau des Körpers und seiner Teile ist bedingt und nur verständlich durch eine lange Entwickelungsreihe phylogenetischer Vorfahren. Es ist nach der Wahrscheinlichkeitslehre nicht gut denkbar, daß an zwei verschiedenen Stellen des Stammbaumes unabhängig voneinander Tausende von Bildungsfaktoren während eines ungemessenen Zeitraums in ganz derselben Weise zusammentreffen, so daß dasselbe komplizierte Organ zustande kommt. Anders liegen die Verhältnisse bei den primitiven Protisten, die Körperteile sind hier teilweise so einfach, daß man zu ihrer Erklärung die Annahme einer langen historischen Entwickelung durchaus nicht nötig hat, ja zuweilen kann man ihre Entstehung auf sehr einfache mechanische Art und Weise verstehen und es ist leicht möglich, daß sich ein solcher Bildungsvorgang mehrere Male selbständig wiederholte

Ob eine ektoplasmatische Stützmembram schon vorhanden war, ehe sich die Entwickelungswege von Thalamophoren und Radiolarien trennten oder nicht, wird sich freilich wohl kaum jemals entscheiden lassen.

Dafür, dafs die Cuticulaschale bei den Radiolarien unabhängig von den Thalamophoren entstanden ist, was uns auch besonders in unserer skeptischen Stellung zurückhält —, sprechen die Heliozoen. Die Heliozoen sind als der Anfang des Stammes der Radiolarien zu betrachten, sie sind bereits durch typische Radiolariencharaktere ausgezeichnet, eine Centralkapsel ist aber noch nicht vorhanden. Aus der vergleichenden Anatomie der Heliozoen und Radiolarien müssen wir also schliefsen, dafs eine Centralkapsel erst bei dem Übergange der Heliozoen zu echten Radiolarien auftrat, also zu einer Zeit, wo sich die Entwickelungswege der Thalamophoren und Radiolarien schon längst getrennt hatten. Es wäre ja allerdings auch möglich, dafs der Mangel einer Centralkapsel bei Heliozoen auf Rückbildung beruhte, zu einer solchen Annahme ist aber vorläufig kein Grund vorhanden.

Wir sehen, nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse läßt sich die Frage nach der H o m o l o g i e von Thalamophorenschale und Centralkapsel nicht entscheiden. Gleichwohl habe ich die vorstehende Erörterung gegeben, um über das Problem zu orientieren und eine präzise Fragestellung zu ermöglichen, die bisher fehlte.

Ein Bemerkung über die Begriffsbestimmung des Wortes „Centralkapsel" erscheint mir hier noch am Platze. HAECKEL (und mit ihm die Mehrzahl der übrigen Autoren) versteht unter „Centralkapsel" die cuticulare Hüllmembran mit ihrem gesammten Inhalt, dem eingeschlossenen Protoplasma und dem Zellkern, und stellt dieser Centralkapsel das Extracapsulum gegenüber. Die Cuticulas c h a l e allein bezeichnet er als „Kapselmembran". Mir scheint, daß aus dieser Nomenklatur Mißverständnisse entstehen können, indem bald mit HAECKEL die gesamte von der Cuticulaschale umschlossene centrale Partie des Zellkörpers, bald nur die einhüllende Membran unter der Bezeichnung „Centralkapsel" verstanden wird, und dies um so mehr, als die letztere Auffassungsweise die natürlichere ist, die sich dem Unbefangenen unwillkürlich entgegen der HAECKEL'schen aufdrängt. Denn einmal ist es logisch, einem Extracapsulum ein Intracapsulum und nicht, wie HAECKEL es thut, eine Centralkapsel gegenüberzustellen, und dann ist eine Kapsel nach dem allgemeinen Sprachgebrauch ein Behälter, zu dessen Begriff ein etwaiger Inhalt in keiner Beziehung

steht, eine Kapsel bleibt immer eine Kapsel, gleichgiltig ob sie voll oder leer ist. Ich möchte daher unter „Centralkapsel" allein die Cuticulaschale der Radiolarien verstanden wissen, dieselbe scheidet den Rhizopodenkörper in zwei Partieen das Intracapsulum (Nucleus, Entoplasma + intrakortikales Exoplasma) und das Extracapsulum (extrakortikales Exoplasma mit der Gallertmasse des Calymma).

Nach diesen allgemeinen Vorbemerkungen gehe ich nunmehr zur Besprechung der allgemeinen Eigenschaften, besonders der Morphologie der Centralkapsel über.

Die Cuticulaschale der Radiolarien, welche wir als Centralkapsel bezeichnen, steht auf der Ausbildungsstufe der primitiven chitinigen, durch anorganisches Material noch nicht verstärkten Thalamophorenschale. Sie stimmt mit dieser, wie wir bereits bemerkten, in chemischer und physikalischer Hinsicht überein, und auch in morphologischer Beziehung verhält sie sich der chitinigen Thalamophorenschale ganz analog: sie ist stets einkammerig und Differenzierungen sehr wenig zugänglich, bleibt daher durchweg auf einer niederen morphologischen Ausbildungsstufe stehen.

Was zunächst die Chemie des Materiales anlangt, woraus die Centralkapsel besteht, so haben wir es, wie bei der Thalamophorenschale, mit einer stickstoffhaltigen, dem Chitin nahestehenden Substanz zu thun. Infolgedessen besitzt auch die Centralkapsel eine im Verhältnis hohe Resistenzfähigkeit chemischen Agentien, besonders Säuren und Alkalien gegenüber.

In der Dicke der Centralkapselwand kommen, ganz wie bei der chitinigen Thalamophorenschale, alle Übergänge vor von einem dünnen an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Häutchen bis zu einer starkwandigen Kapsel, und diesen Abstufungen in der Wandstärke entsprechen naturgemäß ebenso viele Grade von physikalischer Resistenzfähigkeit resp. Biegungsfestigkeit. In der Mehrzahl der Fälle ist die Wand der Centralkapsel sehr zäh, aber daneben doch so biegsam, daß sie ausgiebiger Gestaltsveränderungen fähig ist. Dies läßt sich zunächst durch experimentelle Eingriffe empirisch nachweisen, man kann in vielen Fällen die Centralkapsel mit ihrem Inhalt aus dem umhüllenden Extracapsulum isolieren, sie erweist sich dann als eine zartere oder stärkere Membran, die biegsam und von zäher, lederartiger Konsistenz ist, zuweilen gelingt es daher nur schwer, sie mit einer Nadel anzustechen. Außerdem kann man die Biegsamkeit der

Membran auch aus anatomischen Befunden erschließen. So besitzen die Centralkapseln von Collozoum amoeboides (Fig. 43), wie schon der Name dieser Spezies sagt, amöboide Gestalt, woraus hervorgeht, daß die Kapselmembran während des Lebens den Bewegungen des Exoplasmas in ausgiebigem Maße zu folgen imstande ist. — Während sich die Radiolarien bekanntlich meist durch Sporen fortpflanzen, kommt doch auch bei verschiedenen Geschlechtern ganz allgemein eine Vermehrung durch Teilung vor. Hierbei muß sich natürlich die Centralkapsel mit teilen, ganz ebenso, wie wir dies bei den mit einem zarten Schalenhäutchen versehenen Thalamophoren kennen lernten (Fig. 8), ein Vorgang, welcher eine bedeutende Biegsamkeit und Plastizität der Kapselmembran voraussetzt. Naturgemäß kommt eine Vermehrung durch Teilung der ganzen Individuen am verbreitetsten vor bei den koloniebildenden Spumellarien, denn auf diese Weise geht das Wachstum der Kolonie vor sich. Man kann denn auch in der Körpermasse der meisten kolonialen Spumellarien Centralkapseln in den verschiedensten Stadien der Teilung nebeneinander beobachten, der natürlich immer eine entsprechende Teilung des Kernes vorausgeht (Fig. 44). Außerdem ist Teilung sehr verbreitet bei den Phäodarien, und zwar aus begreiflichen Gründen bei den Geschlechtern, bei denen das Skelett diesem Vorgang nicht hindernd in den Weg tritt, es sind dies 1) die völlig skelettlosen Phäodiniden, 2) die Cannorhaphiden und Aulacanthiden, deren Körper von einer Hülle unzusammenhängender Skelettelemente umgeben und durchsetzt wird, und 3. die Phaeoconchien, welche durch eine zweiklappige Schale ausgezeichnet sind (eine solche Schalenklappe zeigt Fig. 189), die für den Teilungsvorgang geradezu präformiert erscheint und auch als Anpassung an denselben aufzufassen ist. Bei allen diesen Phäodarien verläuft die Teilung in übereinstimmender Weise, und zwar geht die Teilungsebene in der Richtung der Hauptachse der monaxonen Centralkapsel (Fig. 56). Nach vorausgegangener Teilung des Kernes teilt sich zunächst das strahlige Mündungsfeld der Hauptöffnung, die Astropyle und bald darauf beginnt auch am aboralen Pole, zwischen den beiden Parapylen, eine Einschnürung, die dann so lange fortschreitet, bis zwei getrennte Centralkapseln entstanden sind. So kann man oft in einem Calymma 2, ja sogar zuweilen 4 Centralkapseln [1]) vereinigt finden, die Vermehrung durch Teilung

1) Catinulus quadrifidus, siehe Haeckel, Challenger-Report, plate 117, fig. 8.

scheint bei den Phäodarien teilweise eine sehr ausgiebige zu sein. Endlich ist es der Durchwachsungsprozeß, welcher, da wo er auftritt, von einer bedeutenden Plastizität der Kapselmembran zeugt. Derselbe kommt bei den Spumellarien vor und ist durch die konzentrischen Schalensysteme dieser Rhizopodengruppe bedingt: Die zuerst gebildete Schale wird dem Sarkodekörper allmählich zu klein, er wächst über dieselbe hinaus und umgiebt sich mit einer neuen Schale, die seiner nunmehrigen Größe angemessen ist, bei weiterer Ausdehnung wird ihm auch diese bald zu klein und es kommt zur Bildung einer dritten Schale und so fort. Das Extracapsulum kann ohne Schwierigkeit das Gitterwerk der Schalen durchwachsen, da es keine festen Bestandteile enthält, endlich muß jedoch ein Stadium eintreten, wo die Centralkapsel an die erste Gitterschale von innen anstößt und dann wird die Durchwachsung der letzteren zur Notwendigkeit. Durch jede Pore der Schale treibt die Centralkapsel eine bruchsackartige Ausstülpung (Fig. 45), diese Blindsäcke erreichen eine gewisse Länge und verdecken, dicht gedrängt stehend, die Gitterschale vollständig, die Centralkapsel hat dann von außen gesehen die Form einer Maulbeere. Dieses erste Stadium der Durchwachsung geht aber meist bald in das zweite Stadium der vollständigen Umwachsung der Gitterschale über, indem die Ausstülpungen zu einer kontinuierlichen Kapselmembran verschmelzen, die nun die Gitterschale vollständig in sich einschließt. Dieser Vorgang kann sich gegebenen Falls mehrere Male wiederholen, so daß mit der Zeit 2, 3 und mehr Schalen in das Innere der Centralkapsel zu liegen kommen, ja sogar der Kern kann Partien des Skelettes in sich einschließen (Fig. 46). Ganz analog verläuft der Durchwachsungsvorgang bei den konzentrischen Ringsystemen der Discoideen und den Skeletten der Larcoideen. — Wo die Kapselmembran einen hohen Grad von Biegsamkeit besitzt, ist sie in der Regel auch sehr dünn, auf dem optischen Querschnitt nur als zarte, Intra- und Extracapsulum trennende Linie sichtbar. Häufig erlangt sie jedoch auch eine beträchtliche Stärke und Festigkeit, entsprechend den festen Chitinschalen der Thalamophoren, und tritt uns dann auf dem optischen Querschnitt als doppelt konturierte Wand entgegen, die von deutlich sichtbaren Porenkanälen (wo anders solche vorhanden sind) durchsetzt wird. — Eine zarte Kapselwand ist den meisten Spumellarien und fast allen Acantharien eigen, während einigen Spumellarien und fast allen Nassellarien und Phäodarien eine starke, meist deutlich doppelt konturierte Kapselwand zukommt;

die Wandstärke der Centralkapsel unterliegt jedoch im einzelnen großen Schwankungen und allgemeine Regeln scheinen sich für dieselbe in Bezug auf die einzelnen Gruppen der Radiolarien nicht aufstellen zu lassen.

Reliefverzierungen kommen an der Centralkapsel nur ganz vereinzelt vor. So ist z. B. die Kapselmembran bei Thalassicolla melacapsa an ihrer Innenfläche mit einem unregelmäßig polygonalen Netzwerk von Leisten versehen (Fig. 47). Außerdem möge hier noch Haeckeliana porcellana Erwähnung finden, deren Centralkapsel mit bakterienähnlichen gekrümmten Stäbchen dicht besät ist (Fig. 54).

Wie für den ganzen Radiolarienkörper, so haben wir auch speziell für die Centralkapsel die Gestalt einer homaxonen Kugel als Grundform zu betrachten. Dieselbe ist jedoch lange nicht mehr überall realisiert, findet sich nur noch bei einer großen Anzahl von Spumellarien und Akantharien und hat in der Mehrzahl der Fälle mehr oder weniger tief einschneidende Modifikationen erfahren. Die abgeleiteten Formen der Centralkapsel sind mit Haeckel passender Weise nach der verschiedenen Quelle ihrer Bildungsursache in intern-metamorphe und extern-metamorphe Formen einzuteilen. — Die intern-metamorphen Formen sind ein Ausfluß des architektonischen Typus des ganzen Rhizopodenkörpers, dem sowohl das Skelett als auch die Centralkapsel Folge leistet. Da sie von der dem Zellkörper innewohnenden Organisationstendenz bewirkt werden, bilden sich die intern-metamorphen Formen der Centralkapsel auch unabhängig vom Skelett heraus, allerdings besteht meist eine Übereinstimmung zwischen der Gestalt der Centralkapsel und der Gestalt des Skeletts, dieselbe ist aber nicht die Folge einer Abhängigkeit beider Gerüstbildungen, voneinander, sondern dadurch bedingt, daß beide in der gleichen Tektonik desselben Sarcodekörpers ihre gemeinsame Bildungsursache haben. Eine interne Metamorphose würde die Centralkapsel auch erleiden, wenn ein Skelett vollständig fehlte, dies scheint sogar bei den Nassellarien und Phäodarien wirklich der Fall gewesen zu sein, denn es ist wahrscheinlich, daß bei diesen beiden Hauptgruppen der Radiolarien die Achsendifferenzierung der Centralkapsel stattfand, ehe es zur Anlage eines zusammenhängenden Skelettes kam. Außerdem gehört zu den intern-metamorphen Formen die gestreckte Centralkapsel der Prunoideen und die linsenförmig abgeflachte der Discoideen und Larcideen, sowie analoge Achsendifferenzierungen an der Centralkapsel vieler Akantharien. Hiergegen

werden die extern-metamorphen Formen von der Centralkapsel nicht freiwillig angenommen, sondern ihr von dem Kieselskelett (oder Achsengerüst) aufgedrängt, sie sind nicht von der bildenden Sarcode aktiv bewirkt, sondern in Abhängigkeit vom Skelett passiv entstanden. Meist werden die externen Metamorphosen durch eine Beeinträchtigung des Wachstums der Centralkapsel durch das umgebende Skelett hervorgerufen. Eine derartige Kollision der beiden Gerüstsysteme des Radiolarienkörpers verdankt dem Umstande ihren Ursprung, daß das aus starrer anorganischer Masse bestehende Kieselskelett einer Ausdehnung oder Auflösung nicht zugänglich ist, es muß die weiterwachsende Cuticulaschale mit der Zeit einengen, ihr regelmäßiges Wachstum stören und sie zwingen, die entgegenstehenden Hindernisse so gut zu überwinden, als es geht. Wir hatten bereits Gelegenheit, den Umwachsungsprozeß der inneren Kugelschalen der Spumellarien durch die Centralkapsel zu erwähnen. Schon hier sahen wir die letztere genötigt, die Poren der umschließenden Gitterschale in Form von Blindsäcken zu durchwachsen und eine abweichende, auf externer Metamorphose beruhende Gestalt anzunehmen (Fig. 45).

Bei den Spumellarien ist jedoch diese Gestaltsveränderung nicht dauernd, wir sahen, wie durch Verschmelzung der Blindsäcke die ursprüngliche Form wieder hergestellt wird (Fig. 46). Dies ist aber nicht der Fall bei den Nassellarien, hier ist die extern-metamorphe Form, wo sie auftritt, von dauerndem Bestand. Ebenso wie bei den Spumellarien die primäre Kugelschale, wird bei den Nassellarien die primäre Kammer der Centralkapsel oft zu klein, und nötigt sie, das den basalen Teil der Cephalis abschließende Collarseptum zu durchwachsen. Die Blindsäcke, 3 bis 4 an der Zahl (den im Septum vorhandenen Poren entsprechend), wachsen zuweilen zu mächtiger Größe heran, so daß die ursprüngliche Form der Centralkapsel eine tiefgreifende Veränderung erfährt (Fig. 50, 136). Wir sehen also, daß, während die intern-metamorphen Formen der Centralkapsel durch die Formbildung der Zelle bedingt sind, die extern-metamorphen Gestalten rein grob mechanisch durch den Einfluß des Skelettes bewirkt werden.

Woher es kommt, dafs bei den Spumellarien die die Poren der Schalen durchwachsenden Ausstülpungen der Centralkapsel wieder zu einer einheitlichen Hülle miteinander verschmelzen, bei den Nassellarien dagegen nicht, ist schwer zu sagen. Die einfachste, rein mechanische Erklärung wäre die, dafs man den Grund in der verschiedenen

Stärke der Kapselmembran suchte, bei den Nassellarien würde die gröfsere Stärke der letzteren das Verschmelzen der Bruchsäcke verhindern, und in der That ist ja auch bei den Nassellarien die Centralkapsel im Durchschnitt dickwandiger wie bei den Spumellarien (siehe oben).

So klar und wichtig die Unterscheidung zwischen den intern- und extern-metamorphen Formen der Centralkapsel auch ist, so ist sie doch zuweilen praktisch sehr problematisch. Bei den Acantharien ist die Centralkapsel häufig längs der sie durchbohrenden Akanthinstacheln ausgezogen (Fig. 48). Diese Veränderung kann einerseits eine intern-metamorphe sein, denn die 20 Stacheln bezeichnen in der Architektonik des Acantharienkörpers besonders bevorzugte Richtungen. Andererseits wäre es aber auch denkbar, daß solche Befunde einfach auf Kontraktionen der Centralkapsel zurückzuführen sind, denen die an den Stacheln fixierten Stellen nicht folgen konnten. Eine dritte Annahme wäre noch die, daß die Kapselmembran durch die von innen heraus und schneller wie die Centralkapsel wachsenden Radialstacheln die Kapselwand in Zipfel ausziehen.

Weit wichtiger wie Stärke und Gestalt der Centralkapsel ist die Struktur der Kapselmembran. Zum Verkehr des intrakapsulären mit dem extrakapsulären Protoplasma muß dieselbe von Poren durchbrochen sein und durch Anordnung, Zahl und Ausstattung dieser Porenöffnungen wird die charakteristische Struktur der Centralkapsel bedingt. Wir können 4 Typen der Kapselstruktur unterscheiden, durch welche die 4 Hauptgruppen der Radiolarien durchgehend charakterisiert sind, dieselben lassen sich etwa folgendermaßen zusammenstellen:

I. Porulosa (Fig. 42). — Die ursprünglich homaxone, kugelige Centralkapsel ist allseitig von zahlreichen, gleichartigen, feinen Poren durchbohrt. Die Wand der Kapsel ist einfach. Dieser von Hertwig aufgestellte Typus zerfällt nach Haeckel in 2 Typen, die den beiden Abteilungen der Spumellarien und Acantharien entsprechen.

A. Spumellarien. Die Poren sind gleichmäßig und regellos auf der Kapselwand verteilt.

B. Acantharien. Die Poren zeigen eine bestimmte regelmäßige Anordnung in Feldern und Linien. Es ist dies eine Folge des streng regelmäßigen strahligen Baues der

Acantharien, welcher in dem konstanten Vorhandensein der 20 nach dem MÜLLER'schen Gesetz angeordneten Radialstacheln den augenfälligsten Ausdruck findet. Zwischen diesen die Kapsel durchsetzenden Stacheln sind die Poren regelmäßig verteilt.

Beide Typen zeigen große Verwandtschaft untereinander, die Centralkapsel der Acantharien ist im Grunde weiter nichts als eine Variante der Centralkapsel der Spumellarien, welche zur Tektonik des Acantharienkörpers in Korrelation steht. Ich fasse sie daher nach dem Vorgange HAECKEL's zu dem Haupttypus der Porulosa zusammen, dem ich jedoch die beiden folgenden Typen der Nassellarien- und Phäodarienkapsel als gleichwertig gegenüberstelle.

Meine Gruppierung der Radiolarien nach der Kapselstruktur nimmt somit zwischen derjenigen HERTWIG's und HAECKEL's eine Mittelstellung ein, wie aus folgendem ersichtlich ist:

| HERTWIG | DREYER | | HAECKEL | |
|---|---|---|---|---|
| I. Spumellaria + Acantharia | I. Porulosa | A. Spumellaria<br>B. Acantharia | I. Porulosa | A. Spumellaria<br>B. Acantharia |
| II. Nassellaria<br>III Phaeodaria | II. Nassellaria<br>III. Phaeodaria | | II. Osculosa | A. Nassellaria<br>B Phaeodaria |

HERTWIG unterschied nur 3 Typen, da er den Unterschied zwischen der Centralkapsel von Spumellarien und Acantharien noch nicht erkannt hatte. HAECKEL konstatierte diesen Unterschied und stellte hiernach Spumellarien, Acantharien, Nassellarien und Phäodarien als 4 gleichwertige Typen einander gegenüber, von denen er wieder je 2 zu den beiden gleichwertigen Haupttypen der Porulosa und Osculosa vereinigte. Zwischen diesen beiden Auffassungsweisen erscheint mir der Mittelweg, wie ich ihn eingeschlagen habe, als der beste, da er der Wertigkeit der die Typen des Kapselbaues voneinander scheidenden Differentialcharaktere am meisten Rechnung trägt.

II. Nassellarien (Fig. 49). — Infolge interner Metamorphose besitzt die Centralkapsel langgestreckte, elliptische oder ovale Gestalt. Die Poren sind nicht über die ganze Oberfläche der Membran verteilt, sondern auf einen Pol der Hauptachse beschränkt, wo sie das Porenfeld (Porochora, HAECKEL) bilden. In der Umgebung jeder Pore ist die Kapselwand verdickt, außerdem machen diese verstärkten, zu je einer Pore gehörigen Teile einen selbständigen Eindruck und sind deutlich voneinander abgesetzt. Man gewinnt hierdurch den Eindruck, als

ob das Porenfeld aus zahlreichen, senkrecht resp. radial gestellten Stäbchen zusammengesetzt sei, von denen jedes in der Mitte von einem Porus durchbohrt wird. Dieser Befund läßt sich wahrscheinlich einfach erklären. Wir hatten früher gesehen, daß ganz analoge Verhältnisse bei der Schale vieler perforater Thalamophoren vorkommen, dieselbe zerfiel in senkrecht stehende, von je einer Pore durchbohrte Prismen (Fig. 22), die Genese dieser Struktur dachten wir uns in der Weise, daß jedes einzelne einer Pore entsprechende Pseudopodium um sich einen Schalenteil bildete, als schalenbildendes Centrum fungierte; ebenso werden die Stäbchen des Porenfeldes von den sie in der Mitte durchsetzenden Sarcodesträngen ausgeschieden worden sein (Fig. 49).

III. Phäodarien. — Die Centralkapsel der Phäodarien (Fig. 51—56) unterscheidet sich zunächst von der aller anderen Radiolarien dadurch, daß sie eine doppelte Wandung besitzt, die sich aus einer stärkeren äußeren und einer zarten, dieser dicht anliegenden, inneren Membran zusammensetzt; beide Membranen hängen nur an den Mündungsöffnungen miteinander zusammen. Auch die Centralkapsel der Phäodarien besitzt eine intern-metamorphe, monaxone Grundform und wie bei den Nassellarien befindet sich an dem einen Pole der Hauptachse die Hauptmündungsöffnung. In der Umgebung derselben differenziert sich die äußere Membran zu einem kreisförmigen, nach außen konvexen deckelförmigen Aufsatz, dessen Mitte zu einem röhrenförmigen Mündungshalse ausgezogen ist. Die darunterliegende innere Membran liegt dem Mündungsdeckel dicht an und zeigt radiale, nach der Mündungsöffnung zu konvergierende Streifung oder Rippung. Der aborale Pol ist in der Regel von einigen [1], meist 2 sich gegenüberstehenden, kleineren Nebenöffnungen (Parapylae im Gegensatz zur Hauptmündungsöffnung oder Astropyle, Haeckel) umstellt, dieselben sind von einfacherem Bau, wie die Hauptmündungsöffnung; in welcher Weise an ihnen die beiden Kapselmembranen ineinander übergehen, ist aus Figur 55 ersichtlich.

---

1) Mit der Zahl und Anordnung der Parapylen scheinen häufig radiale Anhänge am aboralen Pole des Skelettes in Korrelation zu stehen; vergl. hierüber Radiolarienstudien, Heft I, S. 93—94.

Mit dem Porenfeld der Centralkapsel der Nassellarien steht ein merkwürdiges und bisher noch rätselhaftes Gebilde, der sogenannte Pseudopodienkegel oder Podoconus, im Zusammenhang (Fig. 49). Mir scheint ein Verständnis desselben noch am ehesten angebahnt, wenn wir ihn mit ähnlichen, bei anderen Radiolariengruppen auftretenden Befunden vergleichen. Bei den Spumellarien und Acantharien, die eine allseitig perforierte Centralkapsel besitzen, zeigt das intrakapsuläre Protoplasma radiäre Anordnung und Struktur (Fig. 42, 46), die sich meist in radialer Streifung zu erkennen giebt, oft wird sie aber so stark ausgeprägt, daß das Intracapsulum nach Behandlung mit Reagentien in keilförmige Stücke zerfällt, die mit ihrer Spitze central, mit der Basis peripher gelegen sind. Ähnliches können wir bei den Phäodarien beobachten, auch hier zeigt das intrakapsuläre Protoplasma strahlige Struktur, die nach den vorhandenen Mündungsöffnungen orientiert ist. So konvergiert ein Strahlenkranz von Sarcodesträngen, der zuweilen die Hälfte des Intracapsulums einnehmen kann, nach der Hauptmündungsöffnung (Fig. 53), und es ist wahrscheinlich, daß unter seinem Einfluß auch der strahlige Bau der inneren Kapselmembran unterhalb des Mündungsdeckels entstanden ist. Ebenso ist die Sarcode in der Umgebung der Parapylen strahlig angeordnet (Fig. 55). Diese Orientierung der intrakapsulären Sarcode nach den in der Centralkapsel vorhandenen Öffnungen ist leicht zu verstehen, wenn wir bedenken, daß durch die letzteren der Verkehr zwischen Intra- und Extracapsulum seinen Weg nimmt. Die Vorgänge der Diffusionsströmungen und des Stoffwechsels müssen nach den und durch die Öffnungen stattfinden, und es ist verständlich, weshalb das Protoplasma auch in dieser Richtung bleibend orientiert erscheint. Der „Pseudopodienkegel" oder Podoconus gehört aller Wahrscheinlichkeit nach in dieselbe Gruppe von Erscheinungen, obgleich wir gestehen müssen, daß sich der Grund verschiedener Eigentümlichkeiten seines Baues, so die scharfe Abgrenzung nach außen, die Konvergenz seiner Strahlen nach dem Innenraume der Centralkapsel, die hyaline Beschaffenheit des apikalen Poles (Fig. 49), bis jetzt noch unserem Verständnis entzieht. Die eben berührten Verhältnisse sind durchaus nicht auf die Radiolarien beschränkt, sondern wir finden sie sehr verbreitet bei Gewebszellen der höheren Tiere und Pflanzen, überall da, wo der Stoffwechsel nach einer bestimmten Richtung hin stattfindet. Natur-

gemäß kommen hier besonders die Drüsenzellen in Betracht, so besteht z. B. in „den gewundenen Kanälchen der Niere eine jede Zelle zum größten Teil aus kleinen Stäbchen, welche einander parallel und senkrecht zur Basement-Membrane gestellt sind“[1]. Auf diese Analogien hat schon HERTWIG ausführlich hingewiesen und stimmt auch in der Deutung der Befunde mit uns überein, indem er zu dem Schlusse kommt, daß „wir die streifigen Strukturen des Protoplasmas bei den Radiolarien als den anatomischen Ausdruck der in ihrem Körper stattfindenden Strömungen auffassen können“. — Obgleich die vorstehenden Erörterungen über den Bau des intrakapsulären Protoplasmas, streng genommen, nicht in den Rahmen einer Betrachtung der Gerüstbildungen hineingehören, so glaubten wir sie wegen ihres engen Zusammenhanges mit dem Bau der Centralkapsel doch nicht umgehen zu dürfen.

Darüber, wie die Typen der Centralkapsel der 4 Hauptgruppen der Radiolarien zu einander in Beziehung zu bringen sind, sind sich die bisherigen Autoren durchgehends einig, und ich schließe mich ihnen an. Als indifferenter Grundtypus ist die Centralkapsel der Spumellarien zu betrachten, von ihr aus sind die übrigen drei Typen abzuleiten. Zwei Momente sind es, welche bei der divergenten Entwickelung der Centralkapsel der Acantharien, der Nassellarien und Phäodarien aus derjenigen der Spumellarien besonders in Betracht gekommen sein werden, nämlich 1) die Reduzierung der Anzahl der Porenöffnungen und 2) eine den neu erworbenenen Achsendifferenzierungen der Centralkapsel entsprechende Anordnung derselben. Über diese ganz allgemeinen Vorstellungen über die Phylogenesis der Centralkapsel können wir jedoch nicht hinauskommen, denn in der Jetztzeit scheinen Übergangsformen zu fehlen, welche uns Fingerzeige über die Einzelheiten der Formwandlungen geben könnten. Die 4 Typen der Centralkapsel scheinen sich sehr frühzeitig ausgebildet und fixiert zu haben, ihre Entstehung fällt aller Wahrscheinlichkeit nach mit der Abzweigung der 4 Legionen der Radiolarien von einer gemeinsamen Stammgruppe zusammen.

Die Cuticulaschale der Radiolarien ist ein hochgradig konservatives Organ. Wir konnten nur 4 Typen der morphologischen Ausbildung unterscheiden, von denen jeder einer der 4 Radiolarienlegionen eigen ist. Innerhalb seiner Legion bleibt

---

1) R. HERTWIG, Organismus der Radiolarien, S. 111—112.

sich jeder Typus treu, ohne wesentliche Abweichungen zu zeigen, und führt in derselben die ausschließliche Herrschaft. Die Cuticulaschale der Radiolarien ist morphologisch höchst einfach ausgestattet und besitzt nur diejenigen Differenzierungen, welche für die Typen charakteristisch sind und bleiben, sie steht hierdurch im auffallendsten Gegensatz zu den sie peripher umhüllenden Radiolarienskeletten im engeren Sinne, die sich bekanntlich durch eine Variabilität und einen Formenreichtum auszeichnen, wie Ähnliches in keiner anderen Organismengruppe wiederkehrt; hier Einfachheit, Formenarmut und Formenkonstanz, dort Differenzierung und Komplikation, Formenreichtum und Variabilität in der höchsten Potenz. So auffallend dieser Gegensatz auch ist, so verständlich und natürlich ist er auf der anderen Seite. Die Centralkapsel liegt im Inneren des Radiolarienkörpers geborgen und ist den wechselnden Einflüssen der Außenwelt entzogen, die den 4 Typen eigenen Differentialcharaktere entsprechen dem inneren Typus der Organisation, der Tektonik des Radiolarienkörpers, welche sich in den 4 Hauptgruppen im großen und ganzen konstant bleibt; die peripheren Radiolarienskelette hingegen sind dem Einflusse des wechselnden Spieles zwischen dem lebenden Sarcodekörper und den mannigfachen Faktoren der Außenwelt voll und ganz ausgesetzt, sie liegen gerade auf der Grenzzone zwischen Organismus nnd Außenwelt, wo sich das komplizierte Ineinandergreifen organischer und anorganischer Bildungsfaktoren fortwährend abspielt, wir haben in ihnen den morphologisch fixierten Ausdruck dieses dynamisch-physiologischen Prozesses vor uns. Ähnlichen Verhältnissen begegnen wir bei den höheren Organismen; es genügt, an das bekannte Beispiel der Insekten zu erinnern. Auch bei ihnen bleibt der Typus der inneren Organisation derselbe und tritt uns nur vermöge der Plasticität der äußeren Umhüllung, des Exoskelettes, in unglaublicher Formenmannigfaltigkeit entgegen. Treffend vergleicht Carus Sterne den Formen- und Farbenreichtum der Insekten mit einer Maskerade, dasselbe Thema in tausend und aber tausend Variationen. — Derselbe Gegensatz, wie zwischen Centralkapsel und peripherem Skelett der Radiolarien, besteht zwischen der Centralkapsel und (wenn wir die obigen kritischen Auseinandersetzungen einmal vernachlässigen) ihrem Homologon bei den Thalamophoren, der Thalamophorenschale; auch er findet von denselben Gesichtspunkten aus seine Erklärung. Während die Cuticulaschale bei den Radiolarien durch eine

mächtige Entwickelung des extrakortikalen Exoplasmas nach innen verlagert und dem Einflusse der Außenwelt entzogen wurde, behielt sie bei den Thalamophoren ihre exponierte, oberflächliche Lage bei, und dies hatte die gänzlich verschiedene Ausbildung der Cuticulaschale in den beiden großen Rhizopodenabteilungen zur Folge. Centralkapsel und Thalamophorenschale entsprechen einander, bei den Radiolarien hat jedoch die Rolle der letzteren zu einem großen Teil ein anderer Gerüstbildungstypus übernommen.

---

# II. Abschnitt.

## 2. Gerüstbildungstypus: Das Achsengerüst.

Der Bildung eines Achsengerüstes liegt dieselbe Ursache zu Grunde wie der der Cuticulaschale, beide Gerüstbildungstypen sind durch die Fähigkeit des Sarcodekörpers, organische, chitinähnliche Substanzen auszuscheiden und zur Skelettbildung zu verwenden, bedingt. Infolge dieser Gemeinsamkeit ihrer chemischen Bildungsursache sind also Cuticulaschale und Achsengerüst miteinander verwandt, und ihre prinzipiellen Verschiedenheiten der Konstruktion sind ein Ausfluß der verschiedenen Tektonik des Weichkörpers der Rhizopoden. Die Cuticulaschale ist eine Gerüstbildung, welche den Weichkörper in tangentialer Richtung als kontinuierliche Schale umgiebt, stützt und schützt; ein solcher Apparat paßt in den Organisationstypus eines jeden Rhizopoden, wie er auch gebaut sein mag, hinein, und daher ist auch die Cuticulaschale bei den meisten Rhizopoden vertreten, teils allein (Thalamophorenschale), teils kombiniert mit anderen Gerüstbildungstypen (Centralkapsel). Während sich so die Cuticulaschale als ein Apparat von universeller Brauchbarkeit und Verbreitung erweist, ist das Achsengerüst eine speziellen Verhältnissen entsprechende Einrichtung. Ein Zweig der Rhizopoden, welcher mit den Heliozoen beginnt und sich in den Acantharien

fortsetzt, zeichnet sich durch eine extreme Entwickelung des strahligen Baues aus. Die meisten Rhizopoden entsenden ihre Pseudopodien zwar auch in radialer Richtung, dieselben sind aber ziemlich unregelmäßig verteilt und geformt, sehr veränderlich und geneigt, untereinander zu einem regellosen Netzwerk zu verschmelzen, hier dagegen sind die Pseudopodien meist regelmäßig verteilt und in geringerer Anzahl vorhanden, dafür besitzen sie aber eine große Selbständigkeit, sind nicht mehr leicht vergänglich und veränderlich, sondern jedes Pseudopodium imponiert als ein selbständiges Organ, welches in Form eines dünnen, starren Strahles von dem Centralkörper ausgeht und gewöhnlich mit seinen Nachbarn keine Verschmelzung eingeht. Zur Förderung eines solchen Baues des Rhizopodenkörpers sind besondere Stützvorrichtungen erwünscht, und diese sind es, welche wir als Achsengerüst bezeichnen. Die chitinige Substanz wird in der Achse der Strahlenpseudopodien in Form von feinen Nadeln abgeschieden, in diesen sind bereits die wesentlichsten Eigentümlichkeiten des Achsengerüstes gegeben, sie sind die Grundlage, von der aus sich die weitere Entwickelung dieses Gerüstbildungstypus leicht verstehen läßt. Wir sehen, daß trotz der Verwandtschaft, welche in der gemeinsamen physiologisch-chemischen Bildungsursache begründet ist, Cuticulaschale und Achsengerüst in ihrer morphologischen Anlage und Ausbildung doch durchaus voneinander verschieden sind, ja, beide Gerüstbildungstypen repräsentieren in ihrer Tektonik diametrale Gegensätze, auf der einen Seite eine tangential gelagerte, kontinuierliche Membran; auf der anderen Seite dagegen radial und axial orientierte einzelne Nadeln: die Bethätigung derselben Bildungsfähigkeit des Sarcodekörpers in zwei entgegengesetzten Richtungen.

Der Annahme, daß die Substanz, aus welcher der Sarcodekörper das Achsengerüst bildet, dieselbe sei, wie die der Cuticulaschale, scheint zunächst der Umstand zu widersprechen, daß sie, gegenüber der großen Widerstandsfähigkeit der Cuticulaschale gegen chemische Agentien, sich durch bedeutende Löslichkeit auszeichnet. Osmiumsäure wie Mineralsäuren überhaupt, ebenso wie Kalilauge zerstören die Achsenskelette in kurzer Zeit vollständig [1]). Mir erscheint dieser Umstand jedoch noch als kein Grund, eine

1) Hertwig, Organismus der Radiolarien, S. 8.

fundamentale Verschiedenheit zwischen der chitinigen Substanz der Cuticulaschale und dem sogenannten Akanthin der Achsengerüste annehmen zu müssen. Einmal bleibt sich die chemische Resistenz der Cuticulaschale auch durchaus nicht in allen Fällen gleich, sondern wurde stellenweise schon als ziemlich gering nachgewiesen, und dasselbe gilt von dem Akanthin in umgekehrter Richtung, stark entwickelte Akantharienskelette, besonders bei älteren Individuen, scheinen zuweilen einen bedeutenden Grad von Widerstandsfähigkeit zu besitzen. Wir werden sehen, daß die aus der Sarcode entstehende Substanz des Achsengerüstes erst ganz allmählich während der ontogenetischen sowohl als auch der phylogenetischen Entwickelung festere Beschaffenheit annimmt. Eben gebildete Achsenfäden der Heliozoen können bei eventueller Einziehung des Pseudopodiums vom Protoplasma auch leicht wieder resorbiert werden, bei älteren Achsenfäden geht dies schon schwerer, teilweise vielleicht gar nicht mehr, und bei den starken Stacheln des Akanthariengerüstes ist eine Wiederauflösung von seiten des Protoplasmas wahrscheinlich ganz ausgeschlossen. Ebensowenig wie wir aus dieser graduellen Verschiedenheit in der Festigkeit des Achsengerüstes auf seinen verschiedenen Entwickelungsstufen auf eine prinzipielle Verschiedenheit schließen dürfen, dürfen wir dies bei dem Vergleich von Cuticulaschale und Achsengerüst thun. Beide Gerüstbildungen bestehen aus organischer, innerhalb und aus der Sarcode entstandener Substanz, die bei beiden Gerüstbildungstypen in vielen Punkten große Ähnlichkeit und Übereinstimmung zeigt. Wir werden in ihr eine komplizierte organische Verbindung vor uns haben, und daß diese in verschiedenen Modifikationen auftritt, ist sehr begreiflich. Chemische Untersuchungen sind wegen der großen Schwierigkeit, eine größere Menge reinen Materiales zur Analyse zu erhalten, noch nicht gemacht worden, wären aber zur definitiven Aufklärung dieser und noch anderer Punkte sehr zu wünschen.

Für das Verständnis der ersten phylogenetischen Entstehung von Achsenfäden innerhalb der Pseudopodien geben uns ältere Beobachtungen von Max Schultze und neuere von Verworn an gereizten Rhizopoden wertvolle Fingerzeige. Verworn berichtet über sein Beobachtungsergebnis, wie folgt[1]) (vergl. hierzu Fig. 57): „Interessant ist bei stärkerer Erschütterung das Verhalten von Difflugia urceolata, das übrigens

1) M. Verworn, Psycho-physiologische Protisten-Studien, S. 77—78.

auch bei anderen Difflugien verbreitet zu sein scheint. Je nach der Stärke des Stoßes werden die Pseudopodien entweder langsam oder (bei sehr starker Erschütterung) fast plötzlich zurückgezogen, wobei folgende bemerkenswerte Veränderungen an den Pseudopodien auftreten, die besonders bei mäßig schneller Retraktion derselben gut in ihren einzelnen Momenten zu beobachten sind (Fig. 57 a). Sofort nach der Erschütterung beginnen auf den langen, fingerförmigen Pseudopodien im ganzen Verlauf ihrer vorher glatten Oberfläche viele kleine warzenförmige Erhebungen hervorzuquellen (Fig. 57 b), welche immer größer und größer werden, dabei Tropfenform annehmen und mit den benachbarten zu Perlen und Kugeln von verschiedener Größe verschmelzen (Fig. 57 c). Durch den weiter um sich greifenden Verschmelzungsvorgang entsteht um das infolge des Auspressens der Tropfen immer dünner werdende Pseudopodium, welches an seinem stärkeren Lichtbrechungsvermögen in der Mitte deutlich als Achsenstrang zu erkennen ist, ein kontinuierlicher Überzug, dessen Oberfläche lauter große und kleine halbkugelförmige Erhebungen zeigt (Fig. 57 d u. e). Dabei zieht sich das ganze Pseudopodium nach und nach immer mehr und mehr in das Gehäuse zurück. Während dieses Retraktionsvorganges aber schreitet auch die Veränderung auf der Oberfläche ununterbrochen fort. Die vorher glatt konturierten halbkugeligen Erhebungen werden allmählich an ihrer Oberfläche rauh und lassen bald einen ganz unebenen und unregelmäßig granulierten Saum erkennen (Fig. 57 d u. e). Ist die Retraktion nun bis zu einem gewissen Grade gediehen, so beginnt sich der Achsenstrang, welcher noch immer zu erkennen ist, etwas schneller zurückzuziehen als die Außenmasse. Letztere wird gewissermaßen zurückgestreift (Fig. 57 f), zieht sich aber etwas später ebenfalls in den Weichkörper ein und läßt nur den rauhen granulierten Saum zurück, welcher dann dem Weichkörper aufliegt (Fig. 57 g) und ihm eine unregelmäßige Oberfläche verleiht. Wenn später das Protist wieder beginnt Pseudopodien auszustrecken, sieht man ihn häufig als körnig-schleimige Masse an irgend einer Stelle hängen, wo er vermutlich nach und nach abgestreift wird. — Ein ganz ähnliches Entstehen eines medialen Achsenfadens und einer Außenschicht, d. h. also eine Scheidung zweier verschiedener Substanzen im Augenblick der Reizung, glaubte auch MAX SCHULTZE [1])

---

1) MAX SCHULTZE, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Leipzig, 1863.

bei Anwendung von Reagentien an den Pseudopodien von Miliola bemerkt zu haben." — Die dünnen, langen, lanzenförmigen Pseudopodien der Heliozoen werden zum Auffangen von Nahrungspartikeln und wohl auch als feinfühlige Tastorgane dienen, jedenfalls werden sie die durch das Anschwimmen und Anstoßen von anderen Organismen und sonstigen Fremdkörpern, durch Wasserströmung und Wellenbewegung bewirkten Reize als langarmige Hebel dem Rhizopoden sehr vollkommen übertragen und noch um ein gutes Teil empfindlicher sein, als die kurzen gedrungenen Pseudopodien der genannten Thalamophoren. Solche immerfort auf die Pseudopodien einwirkenden Reize werden mit der Länge der Zeit als trophische Reize die Bildung eines dauernden Achsenfadens im Pseudopodium als funktionelle Anpassung bewirken, ebenso wie nach den eben mitgeteilten Befunden bei anderen Rhizopoden sich durch Reizung vorübergehend ein Achsenstrahl differenziert.

In der Entwickelungsfolge des Achsengerüstes können wir 4 Etappen unterscheiden, von denen sich die ersten 2 bei den Heliozoen, die letzten beiden bei den Acantharien finden. Bei den Heliozoen beginnt die Entwickelung des Achsengerüstes und setzt sich unmittelbar und geradlinig zu den Acantharien fort, bei denen dasselbe seine höchste Blüte und Ausbildung erreicht.

Im ersten Stadium der Entwickelung stehen die Achsenfäden, die man vielleicht besser allgemein als Achsennadeln bezeichnet, bei Actinosphaerium und Actinophrys. Bei dem erstgenannten Heliozoon (Fig. 58) sind sie zum größten Teil im Pseudopodium, und nur mit ihrem proximalen Ende ragen sie ein Stück in das stark vakuolisierte Exoplasma hinein, wo sie mit einer kleinen Anschwellung endigen. Daß die Achsennadeln zunächst nur in den Pseudopodien entstehen, ist natürlich, denn nur diese stehen unter dem direkten Einfluß der äußeren Reize; hat sich jedoch erst einmal eine starre Achsennadel gebildet, so wird dieselbe wie ein Hebel die Reize auf die Rindenschicht des Sarcodekörpers übertragen. Der eine Arm des Hebels ist der bei weitem größte Teil der Achsennadel, welcher sich in der Achse des Pseudopodiums befindet, der andere Arm das Endchen, welches in die Rindenschicht des Rhizopodenkörpers hineinragt. Versetzt ein anstoßender Körper das distale Ende des Pseudopodiums und somit auch die Achsennadel in Bewegung, so überträgt sich dieselbe

an das proximale Ende der letzteren und bewirkt hier als trophischer Reiz stetige Verlängerung der Nadel in das Innere des Rhizopodenkörpers hinein. Während bei Actinosphaerium die Achsennadeln höchstens bis zur Grenze von Exo- und Entoplasma reichen (Fig. 58), sind sie bei Actinophrys bereits bis zur Oberfläche des central gelegenen Zellkerns vorgedrungen (Fig. 59).

Bei den meisten Heliozoen, welche mit Achsennadeln versehen sind, wachsen dieselben jedoch in centripetaler Richtung noch weiter, bis sie endlich im Centrum der Zelle in einem Knotenpunkte zum Zusammenstoß kommen. Mit diesem Moment ist die Entwickelung des Achsengerüstes in ihr zweites Stadium eingetreten. Weshalb wir der centralen Vereinigung der Achsennadeln eine solche Wichtigkeit beimessen, indem wir sie als Markstein einer neuen Entwickelungsetappe betrachten, ist leicht begreiflich, denn vorher hatten wir einzelne Achsennadeln vor uns, jetzt dagegen können wir zum ersten Mal von einem zusammenhängenden, einheitlichen Skelett reden. Die vorher dem Protoplasma lose eingelagerten Nadeln gewinnen hiermit festen Halt und gegenseitige Stütze, sie bilden ein System, das durch seine Statik radial und centripetal wirkenden mechanischen Insulten immerhin schon einigen Widerstand entgegensetzen wird. Das zweite Entwickelungsstadium des Achsengerüstes findet sich bei Raphidiophrys, Acanthocystis und Actinolophus verkörpert.

Die centrale Vereinigung der Achsennadeln zieht, wie zu erwarten, eine Störung des konzentrischen Schichtenbaues des Zellkörpers nach sich, indem durch sie der Kern mit dem ihn umgebenden Entoplasma exzentrisch verlagert wird. Auf dieselbe Ursache ist wahrscheinlich auch die frühzeitige, sogenannte präcocine, Kernteilung bei den Acantharien zurückzuführen.

Was die Festigkeit der Achsennadeln der Heliozoen anbetrifft, so ist zunächst zu bemerken, daß sie mit dem Alter zunimmt. Karl Brandt, welcher zuerst genauere Untersuchungen[1]) über diesen Punkt anstellte, beobachtete, daß eine Achsennadel, die erst vor kurzem in einem neu gebildeten Pseudopodium entstanden ist, noch einen hohen Grad von Weichheit und Plasticität erkennen läßt, sie kann gegebenen Falls mit der Achsennadel eines

1) Karl Brandt, Über die Achsenfäden der Heliozoen und die Bewegungen von Actinosphaerium. Gesellschaft naturforschender Freunde in Berlin, Sitzung vom 15. Oktober 1878.

benachbarten Pseudopodiums verschmelzen und wird bei eventueller Wiedereinziehung ihres Pseudopodiums von demselben leicht wieder resorbiert. Bei älteren Achsennadeln geht die Wiederauflösung durch die Sarcode nicht mehr so leicht und ist hie und da vielleicht schon gänzlich unmöglich geworden. — Im allgemeinen stimmen jedoch die Achsengerüste der Heliozoen darin überein, daß sie durchweg noch nicht die nötige Stärke erlangt haben, um dem Weichkörper als selbständiges Skelett gegenübertreten zu können. Eine Achsennadel ist eben immerhin weiter noch nichts, wie eine axiale Differenzierung eines Pseudopodiums, ein Teil desselben, der noch in jeder Beziehung von ihm abhängig ist. Selbst das Achsengerüst der zweiten Entwickelungsstufe mit central vereinigten Achsennadeln kann sich nicht ohne den Weichkörper halten, mit dem Zerfall desselben fällt auch es der Zerstörung anheim. Bei den Acantharien ist dies anders geworden. Hier haben sich die Achsennadeln zu festen Stacheln umgebildet, die sich von dem Protoplasmaüberzug eines Pseudopodiums emanzipiert haben. Dieselben setzen ein festes Skelett zusammen, das nicht nur dem Weichkörper selbständig gegenübertritt, sondern sogar den letzteren in seinem ganzen Bau hochgradig beeinflussen kann, das Verhältnis ist also hier gerade ein umgekehrtes geworden, wie bei den Heliozoen; eine ganz analoge Erscheinung, wie die Entwickelung der festen Cuticulaschale aus einem zarten Schalenhäutchen. Der Übergang von der 2. zur 3. Entwickelungsstufe des Achsengerüstes, oder, was dasselbe sagen will, von den Heliozoen zu den Acantharien, bezeichnet den wichtigsten Wendepunkt in der Entwickelungsgeschichte des Achsengerüstes, ihm sind der Übergang von der 1. zur 2. und von der 3. zur 4. Entwickelungsstufe nicht gleichwertig, sondern untergeordnet. Während sich in der Entwickelungsgeschichte des Achsengerüstes innerhalb der Gruppe der Heliozoen die vorbereitenden Entwickelungsstadien abspielen, kommt es erst bei den Acantharien zur Bildung eines eigentlichen festen Skelettes, zu dem wir uns nun wenden wollen.

Die 3. Entwickelungsstufe des Achsengerüstes wird durch das Skelett der Acanthometren bezeichnet. Da hier die Verhältnisse komplizierter werden, indem eine ganze Reihe von Neubildungen uns mit einem Male entgegentritt, geben wir zunächst allein eine Beschreibung der thatsächlichen Befunde und lassen dann erst einen Versuch, diese mechanisch zu verstehen, folgen.

Der Darstellung der Gerüstkonstruktion der Acanthometren

legen wir eine typische Form, die Xiphacantha serrata, zu Grunde[1]) (vergl. hierzu Fig. 62). Die feste Grundlage des Gerüstes wird von 20 kräftigen Akanthinstacheln gebildet, die in streng regelmäßiger Anordnung von dem Centrum des Systems radial ausstrahlen. Die Stacheln der Acantharien sind meist drehrund oder vierkantig (Fig. 63), oft ist, wie auch bei unserm Beispiel, in demselben Stachel beides vereinigt, seine proximale Partie vierkantig, das distale Ende drehrund (Fig. 64). Kurz vor dem proximalen Ende sind die Stacheln am stärksten, von hier aus verjüngen sie sich distalwärts ganz allmählich, während sich das proximale Ende zu einem kurzen Keil oder einer Pyramide zuspitzt (Fig. 63, 64). Mit diesen keilförmigen Enden sind die Stacheln im Centrum ineinander gestemmt (Fig. 61, 65, 66), nicht etwa, wie man anzunehmen geneigt wäre, verschmolzen. Zwischen diesen Skelettstacheln strahlen von Achsenfäden gestützte Pseudopodien aus, ebenso wie wir sie bei den Heliozoen kennen lernten, ihre Achsennadeln verlaufen ebenso wie die Stacheln bis zum Centrum (Fig. 60, 61). Auch sie sind regelmäßig verteilt, und zwar so, daß sie von den benachbarten Skelettstacheln möglichst weit abstehen oder, was dasselbe besagt, zwischen denselben genau die Mittelstellung einhalten. Zuweilen sind nur so wenig Pseudopodien vorhanden, daß zwischen je 2 Stacheln nur eins zu stehen kommt (Fig. 60, 61); sind sie jedoch sehr zahlreich, wie bei unserer Xiphacantha serrata, so müssen sie sich nach dem Gesetz der Mittelstellung in geraden Linien anordnen, die sich zwischen den Stacheln in Form eines polygonalen Netzwerkes hinziehen. Zu diesen radialen Bestandteilen des Gerüstes, den Stacheln und Achsennadeln, gesellt sich nun auch noch ein den strahligen Rhizopodenkörper rings umspinnender Stützapparat. Durch denselben ist der ursprünglich kugelige Sarcodekörper an den Stacheln kegelförmig emporgezogen, die sogenannten Stachelscheiden bildend. An der Spitze jeder Stachelscheide, dicht unterhalb des distalen Stachelendes, setzt sich ein Kranz von kontraktilen Fäden (Myophrisken, Haeckel) rings an den Stachel an. Diese Fäden sind im Gegensatz zu der verhältnismäßig trägen Sarcode energischer Kontraktion fähig und daher von Hertwig auch schon ganz richtig mit den Muskelfibrillen der Infusorien, speziell dem Stielmuskel der Vorticellen verglichen worden. Mit ihrem oberen Ende sind die Myophrisken am Stachel fixiert, mit dem untern Ende dagegen stehen sie mit

1) Nach Hertwig, Organismus der Radiolarien.

Fäden in Verbindung, die von hier ausstrahlen, indem sie an der Oberfläche des Sarcodekörpers an den Stachelscheiden hinablaufen. Die Stützfäden der benachbartez Stachelscheiden treffen sich da, wo sich die Gebiete der letzteren berühren, und zwar ist dies dasselbe polygonale Liniensystem, in dem die Pseudopodien angeordnet sind. Dasselbe ist durch ein ebensolches polygonales Netz von Stützfäden verkörpert, die man zum Unterschied von den Stützfäden der Stachelscheiden als Grenzfäden bezeichnen kann. Durch diese Grenzfäden treten die Pseudopodien mit ihren Achsennadeln hindurch, und an sie an setzen sich die Stützfäden, die beiderseits von den Stachelscheiden herabkommen; die Grenzfäden verbinden den ganzen Stützapparat zu einem einheitlilichen System. Die Stacheln und das Netz der Stützfäden sind die passiven, die Myophrisken die aktiven Elemente des Stützapparates; die Stacheln lassen sich physiologisch mit den Knochen, die Myophrisken mit den Muskeln, die Stützfäden mit den Sehnen der Wirbeltiere vergleichen.

Wir sehen, auf der 3. Entwickelungsstufe des Achsengerüstes, in der Acantharienabteilung der Acanthometren, tritt uns schon ein sehr kompliziertes Gerüstsystem entgegen. Versuchen wir nun, für die Entstehung desselben ein mechanisches Verständnis zu gewinnen.

Der wichtigste Bestandteil des Acanthometrenskelettes sind die Radialstacheln, sie bilden die feste Grundlage des ganzen Gerüstwerkes. Ihre Entwickelung ist leicht verständlich, sie sind als einfache Fortbildung der Achsennadeln zu betrachten. Eine Anzahl von Achsennadeln der 2. Entwickelungsstufe, die in statisch und mechanisch wichtigen Radien lagen, werden sich immer mehr und mehr verstärkt haben, bis sie imstande waren, als druck-, zug- und biegungsfeste Stäbe nicht nur sich selbst zu halten, sondern auch den Weichkörper zu stützen. Einmal zu selbständigen Organen geworden, üben nun die Stacheln einen bedeutenden Einfluß auf die Formation des Weichkörpers aus, indem die jeden Stachel umgebenden Partieen desselben sich um ihn als ihre centrale Stütze gruppieren. Der ursprünglich homaxone Weichkörper wird polyaxon, er zerfällt in physiologischer Beziehung in kegel- oder pyramidenförmige Teile, mit ihrer Spitze stoßen dieselben im Centrum zusammen, ihre Basen bilden die Peripherie des Zellkörpers, jeder Stachel entspricht der Hauptachse einer Pyramide.

Ein solcher Stern von Radialstacheln für sich allein giebt

jedoch noch kein in jeder Hinsicht festgefügtes Gerüst ab, in radialer Hinsicht ist dies zwar der Fall, nicht dagegen in tangentialer. Radial wirkenden mechanischen Kräften gegenüber leisten die im Centrum fest ineinander gestemmten Radialstacheln wohl genügenden Widerstand, nicht aber tangential wirkenden. Durch seitlich anstoßende Fremdkörper, Wasserströmungen und ungleichmäßige Kontraktionen der Sarcode werden gerade die Stacheln als die einzigen festen Angriffspunkte beeinflußt und hin und her bewegt werden. Jeder Stachel wirkt unter dem Einfluß solcher tangential wirkender Kräfte als einarmiger, im Centrum des Systems fixierter Hebel, und durch die seitlichen Verschiebungen der Stacheln an ihrem distalen Ende wird das Sarcodenetz (Sarcodictyum, Haeckel), welches sich an der Oberfläche des Rhizopodenkörpers zwischen den hervorragenden Stachelenden ausbreitet, in Zug und Spannung versetzt werden. Diese anhaltenden Zug- und Spannungsverhältnisse werden wieder als trophischer Reiz wirken, unter dessen Einfluß als funktionelle Anpassung das System der tangential verlaufenden zugfesten Stützfäden entsteht. Als funktionelle Anpassung entsprechen dieselben in ihrem Verlauf und ihrer physikalisch-mechanischen Leistungsfähigkeit genau den Kräften, unter deren Einfluß sie entstanden sind, die Kräfte äußerten sich in einer Zugwirkung, die von den Stacheln radial und im Verhältnis zum Weichkörper tangential verlief, als Resultat der funktionellen Anpassung entstehen zugfeste Fäden, die von den Stacheln radial und im Verhältnis zum Weichkörper tangential ausstrahlen. Ein schönes Beispiel von der Wirksamkeit der functionellen Anpassung, deren Wesen darin besteht, daß sie auf mechanische Insulte mit der Bildung entsprechender zweckmäßiger Einrichtungen antwortet, in diesem Falle einer Vorrichtung den Ursprung giebt, welche gerade den Kräften, unter deren Einfluß sie entstanden ist, am besten entgegen wirkt. Hierdurch ist es möglich, aus dem Bau des fertigen Stützapparates umgekehrt auf die Kräfte zu schließen, durch deren Wirksamkeit und zu deren Aufhebung, wenn man sich teleologisch ausdrücken will, er entstanden sein wird. Ein ganz analoger Fall, wie er in der Struktur der Wirbeltierknochen schon lange bekannt ist, bei denen die Balken und Lamellen der Substantia spongiosa den Kurven des größten Druckes und stärksten Muskelzuges entsprechend verlaufen. — Die

Fadenzelte benachbarter Stacheln werden durch das polygonale, die Stacheln umziehende Fadennetz zu einem einheitlichen System verbunden, jeder Stachel steht, wie oben schon erwähnt wurde, in der Mitte einer solchen weiten Masche, zu derselben laufen seine Stützfäden herab, und durch sie wird sein Gebiet, nach der obigen Auffassung die Basis seiner Pyramide, von den Gebieten der benachbarten Stacheln abgegrenzt. Alle Achsenfäden wurden bei der Entwickelung des Acanthometrenskelettes nicht in Stacheln umgewandelt, sondern die Acanthometren besitzen neben den Stacheln, wie wir sahen, auch noch Pseudopodien mit gewöhnlichen feinen Achsennadeln, und zugleich sahen wir, daß diese Pseudopodien möglichst weit von den benachbarten Stacheln abstehen, d. h. auf den eben genannten Grenzlinien angeordnet sind, resp. (bei unserem Beispiel der Xiphacantha serrata) die die Stachelmaschen bildenden Grenzfasern durchbohren. Auch dieser Befund ist leicht verständlich. Jeder Stachel übt auf sein Gebiet einen maßgebenden Einfluß, ja, ich möchte fast sagen, unumschränkte Herrschaft aus, bei unseren Acanthometren ist dasselbe von den zu ihm gehörigen und nach ihm orientierten Stützfäden überspannt, bei den schalentragenden Acanthophracten, die wir nachher zu betrachten haben, von der von ihm ausgewachsenen Gitterplatte (Fig. 66, 67), und am instruktivsten wird dies Abhängigkeitsverhältnis dadurch erläutert, daß, wenn von einer solchen Gitterplatte sekundäre Nebenstacheln auswachsen, diese nicht radiär zum Radiolarienkörper, wie dies bei den Stacheln aller kieselschaligen Radiolarien der Fall ist, sondern in gleichem Sinne, d. h. parallel zu ihrem Hauptstachel verlaufen (Fig. 67). So lassen die Radialstacheln in ihrem Gebiet auch keine selbständigen radialen Achsenorgane aufkommen, und daher müssen sich die Axopodien in den neutralen Grenzlinien anordnen, wo sich die Einflüsse der benachbarten Stacheln gegenseitig aufheben. Die Axopodien genießen hierdurch außerdem den Vorteil, von den Grenzfasern in fester Lage fixiert zu werden, und auch sie ordnen sich so dem starren, regelmäßigen, streng radiären Bau des Acantharienkörpers unter. — Wir wollen jedoch nach dieser Abschweifung wieder auf den eigentlichen Stützapparat zurückkommen. Die Stützfäden sind von Stachel zu Stachel ausgespannt, wie das Tauwerk zwischen den Masten eines Schiffes. Vielleicht dürfte ein anderer Vergleich noch passender sein, da er die statisch-mechanische Wirkungsweise des Gerüstsystems besser erläutert. Die Konstruktion eines großen Zeltes, wie es besonders als Cirkus ver-

wandt zu werden pflegt, ist allgemein bekannt. Im Centrum der kreisförmigen oder polygonalen Grundfläche wird ein hoher Mast errichtet. Meist wird nun allerdings in den Boden ein Loch gemacht, in welches man den Mastbaum hineinstellt, dies hat jedoch nur den Zweck, das basale Ende desselben vor dem Ausrutschen zu bewahren, es würde dagegen nicht hinreichend sein, dem Baum die nötige Stabilität zu geben, ihn am Umfallen zu verhindern, dies geschieht durch eine andere Vorrichtung. Ringsherum um die Spitze des Mastbaumes werden Stricke befestigt, die nach dem Boden zu im Umkreis der Grundfläche des Zeltes an eingeschlagenen Pflöcken festgespannt werden; hierdurch ist der Mast in jeder Beziehung genügend festgestellt. Die Prinzipien des Gerüstbaues unserer als Beispiel gewählten Xiphacantha serrata (Fig. 62) stimmen vollständig mit denen einer solchen Zellkonstruktion überein. Jeder Stachel entspricht dem Maste eines Zeltes und die von ihm ausgehenden Stützfäden den ausgespannten Stricken. S t r e n g genommen dürfte man diese Fäden daher auch nicht S t ü t z fäden nennen, denn zwischen ihnen ist die Stachelspitze durch den allseitigen Zug eingespannt, sie h ä n g t in ihnen ebenso wie das Achsenlager eines Velocipedrades an den als Speichen fungierenden Drähten, in allen diesen Fällen wird die Z u g -, nicht Stütz- oder Biegungsfestigkeit der betreffenden Bestandteile des Systems in Anspruch genommen. — Die Gerüststacheln sind im Centrum nicht zu einem einheitlichen Stern verschmolzen, sondern (mit nur vereinzelten Ausnahmen: Astrolithium, Acanthochiasma, siehe weiter unten) nur ineinander gestemmt, sie bewahren ihre individuelle Selbständigkeit. Dies erscheint auf den ersten Blick absurd. Denn einmal sollte man erwarten, daß die Stacheln, die, wie wir oben sahen, von der Peripherie nach dem Centrum aufeinander zugewachsen sind, bei ihrem endlichen Zusammentreffen nun auch miteinander verwachsen würden, und dann würden die Stacheln durch eine centrale Verwachsung zu einem einheitlichen Skelett in jeder Hinsicht genügend fixiert sein, besonders wären sie daran verhindert, mit ihrem distalen Ende seitliche Exkursionen zu machen, und es bedürfte nicht erst der Bildung eines peripheren Systems von Stützfäden. Diese Widersprüche sind jedoch nur scheinbar, und bei einiger Überlegung erkennt man leicht die Gründe, infolge deren eine Verwachsung der Stacheln vermieden sein wird. Durch eine centrale Verwachsung würde ein zwar einheitliches festes Skelett erzielt werden, dasselbe wäre aber eben z u fest. Es würde als ein starrer Stachelstern im Rhizopodenkörper

sitzen und diesem Zwang anthun, ihn auch an mäßiger Bewegung seiner Teile in vieler Hinsicht hindern. Außerdem wäre es aber, und dies erscheint uns als das entscheidende Moment, mit einem großen Kraftaufwand verbunden, die Stacheln im Centrum fest zu verbinden, da ihr centrales Ende dem proximalen Ende eines langarmigen Hebels entspricht und sich daher gerade hier die Kräfte, die eine Bewegung des distalen Endes veranlassen, am kräftigsten, nach den bekannten Prinzipien der Hebelmechanik vielfach multipliziert, geltend machen. Das sich dicht unterhalb der distalen Stachelenden inserierende System der peripheren Stützfäden kann dagegen auf die ersteren einwirkende tangentiale Stöße dicht an ihrem Ursprungsort auffangen, wo sie noch nicht in nennenswerter Weise durch den Hebelmechanismus verstärkt sind, dann haben aber die Stützfäden vor einer festen centralen Verlötung noch den Vorzug, daß sie wohl eine Perturbation der Stacheln verhindern, nicht aber einen seitlichen Ausschlag der Stachelenden innerhalb mäßiger Grenzen. Außerdem gesellen sich zu dem passiven Stützapparat noch die aktiv beweglichen kontraktilen Fäden oder Myophrisken, die eine selbstthätige Regulierung der tangentialen Bewegung und der Stellung der Stacheln und des Spannungsgrades der Stützfäden von seiten des Organismus ermöglichen. Ihr punctum fixum haben die kontraktilen Fäden am Stachel, mit ihrem anderen Ende gehen sie in je einen Stützfaden über und verknüpfen denselben so mit dem Stachel; ihre Wirkungsweise ergiebt sich aus dieser ihrer Position und dem oben gemachten Vergleich derselben mit den Muskeln der Wirbeltiere von selbst. Ebenso wie im vielzelligen Organismus ganze Zellenkomplexe sich zu den kontraktilen Muskeln umbilden, ist dies hier beim einzelligen Organismus mit einigen Sarcodesträngen der Fall gewesen. Durch die Einschaltung der Myophrisken ist das Gerüst der Acanthometren nicht mehr ausschließlich ein passiver Stützapparat, sondern außerdem noch ein aktiver Stütz- und Bewegungsapparat. Unter seinem anhaltenden Einfluß ist die Sarcode während der phylogenetischen Entwickelung, möglicherweise aber auch erst während der ontogenetischen, wahrscheinlich in der Umgebung der Stacheln an diesen in die Höhe zu den sogenannten Stachelscheiden ausgezogen worden; die durch die Stacheln bedingte polyaxone Grundform wird hierdurch noch ausgeprägter, der Acantharienkörper bekommt Sternform, die zu jedem Stachel gehörigen Sektoren des Zellkörpers sind nicht mehr einfache Pyramiden,

sondern jeder durch eine Masche der Grenzfäden umschriebenen Grundfläche einer solchen sitzt antipodisch orientiert eine Stachelscheide auf, durch den axialen Stachel werden die beiden entgegengesetzten Spitzen der zu ihm gehörigen Doppelpyramide verbunden. Kontrahieren sich die Myophrisken, so wird der Weichkörper an dem Netz der Stützfäden radial ausgezogen, also ausgedehnt, diese Volumenvergrößerung wird durch die Ausdehnung der Vakuolen vor sich gehen; eine Erschlaffung der Myophrisken hat im Gegenteil eine Kontraktion des Weichkörpers und somit eine Verminderung seines Volumens zur Folge. Mit einer solchen Vermehrung oder Verminderung des Körpervolumens wird nun eine entsprechende Verminderung und Vermehrung des spezifischen Gewichts Hand in Hand gehen, und die Myophrisken werden höchst wahrscheinlich die wichtige Aufgabe haben, die Hydrostatik des Körpers zu regeln. Kontrahieren sich die Myophrisken nur eines oder einiger benachbarter Stacheln, so werden hierdurch die anderen Stacheln nach dieser Richtung hingezogen werden. Endlich ist der Stützapparat durch die Myophrisken in den Stand gesetzt, äußeren mechanischen Insulten nicht nur passiven Widerstand entgegenzusetzen, sondern auch ihnen aktiv entgegenzuwirken. Das Achsengerüst der Acanthometren ist, wie wir sehen, von großer morphologischer Einfachheit im Verhältnis zu den hoch differenzierten Gerüsten, wie sie der Mehrzahl der übrigen Radiolarien eigen sind, wenigstens können wir dies sagen, solange wir nur das Skelett im engeren Sinne, also die vom Centrum ausgehenden Stacheln in Betracht ziehen. Aber auch nur in morphologischer Beziehung ist das Acanthometrenskelett primitiv, in physiologischer Beziehung ist es dagegen der vollkommenste Stützapparat, der bei Protisten überhaupt vorkommt. Die Gerüste aller übrigen Protisten sind starre, unbewegliche Stütz- und Schutzvorrichtungen, nur die Acanthometren besitzen ein Skelett, welches elastisch und frei beweglich, und somit auch mechanisch-physiologisch leistungsfähig ist, analog den Skeletten der höheren Tiere, etwa der Wirbeltiere. Was aber das Gerüstsystem der Acanthometren für uns ganz besonders anziehend macht, ist seine sinnreiche (sit venia verbo) Konstruktion, die mit großer Einfachheit die größte Zweckmäßigkeit vereinigt und dabei so klar und durchsichtig ist, daß wir ihre Entstehung mechanisch verstehen können.

Ich habe im Vorstehenden einen Gerüstbau zu Grunde gelegt, der für die Acanthometren als Typus angenommen werden kann. Abgesehen von

Differenzierungen der promorphologischen Achsenverhältnisse, die sich in der Verlängerung, Verkürzung oder morphologischen Auszeichnung bestimmter Stacheln zu erkennen geben, werden, besonders von HERTWIG, noch verschiedene Arten des Verlaufes der Stützfasern auf der Oberfläche des Weichkörpers teils konstatiert, teils wahrscheinlich gemacht. Ausnahmsweise kommt es auch zur centralen Verschmelzung der Stacheln, so sind bei Astrolithium alle Stacheln zu einem einheitlichen Stern verwachsen, bei Acanthochiasma immer 2 einander gegenüberstehende Stacheln zu einem Stachel, der dann durch den ganzen Rhizopodenkörper hindurchgeht, im ersteren Falle wird der Hebelmechanismus ganz aufgehoben werden, sofern er nicht etwa durch die Biegsamkeit der Stacheln noch ermöglicht wird, im letzteren Falle besteht das Gerüst aus halb so viel zweiarmigen Hebeln, wie früher einarmige vorhanden waren. Hier, wo es sich darum handelt, die Prinzipien der Gerüstbildung klarzulegen, mufs es genügen, die Hauptpunkte an einem typischen Beispiel erläutert zu haben. Es möge jedoch darauf hingewiesen werden, wie lohnend es erscheint, die Befunde des Gerüstsystems bei einer gröfseren Anzahl von Acanthometren in ihren verschiedenen Variationen vergleichend zu betrachten. Es ist nicht daran zu zweifeln, dafs durch eine solche Untersuchung sich interessante Einblicke in die Mechanik der Formbildung ergeben werden.

Schon bei vielen Acanthometren finden wir, daß von den Radialstacheln seitliche, tangentiale Apophysen auswachsen. Entweder bleiben dieselben nur klein, wie dies z. B. bei unserer Xiphacantha serrata der Fall war (Fig. 62, 64), oder sie erreichen eine stärkere Entwickelung, verzweigen sich mehrfach und bilden um den Stachel herum eine Gitterplatte. Bei vielen Formen endlich vergrößern sich diese Gitterplatten so, daß sie sich gegenseitig berühren und miteinander verwachsen. Es ist dann zwischen den Stacheln eine geschlossene Gitterkugel entstanden und das Achsengerüst ist hiermit in sein 4. Entwickelungsstadium eingetreten. Von den Gerüsten, deren Stacheln keine oder nur sehr kleine seitliche Abzweigungen zeigen, was vielleicht sogar teilweise auf individueller Variation beruht, bis zu einem Gerüst mit geschlossener Kugelschale, zwischen Acanthometren und Acanthophracten, kommen alle nur denkbaren Übergänge vor, der Zusammenhang von Acanthometren und Acanthophracten ist ein sehr inniger. Es ist schon sehr wahrscheinlich, daß das Skelett der Acanthometren sich polyphyletisch aus Achsengerüsten der 2. Entwickelungsstufe entwickelt hat, nahezu sicher kann man aber annehmen, daß zahlreiche Acanthometren zwischen ihren Stacheln eine geschlossene Gitterkugel gebildet und sich so zu Formen mit einem Achsengerüst der 4. Entwickelungsstufe umgebildet haben, die wir nach HAECKEL's Vorgang unter dem Namen

der Acanthophracten zusammenfassen. Meist bleiben die Stellen, wo die Arme benachbarter Gitterplatten aufeinander getroffen sind, noch durch Nähte kenntlich (Fig. 65, 66), oft ist die Verschmelzung aber auch eine vollständige. Die Mehrzahl der Acanthophracten bildet nur e i n e Schale, diejenigen Formen jedoch, bei denen sich die Schale sehr frühzeitig anlegt, bilden mit der Vergrößerung des Weichkörpers, und nachdem derselbe die erste Schale umwachsen hat, eine neue Schale, und es kommt so zu ganz analogen, konzentrischen Schalensystemen wie bei den Polycystinen und speziell Spumellarien, nur sind bei den letzteren die Kugelschalen das Primäre, bei den Acanthophracten dagegen die Radialstacheln. Das Charakteristische der Schalenbildung der Acanthophracten ist aus den Figuren 65, 66 und 67 ersichtlich.

Hand in Hand mit der Ausbildung einer oberflächlichen Kugelschale gehen noch einige andere Veränderungen am Acanthometrenkörper vor sich. Zunächst verschwinden die Myophrisken und das Netz der Stützfäden, was sich leicht verstehen läßt, da dieselben ja immerfort mit der Schale kollidieren würden, sie werden durch dieselbe funktionsunfähig und daher unmöglich gemacht, z w e i tangentiale Gerüstbildungen müssen sich eben notwendig gegenseitig ausschließen. Außerdem gehen bei den Acanthophracten noch die mit Achsennadeln versehenen Pseudopodien, die Axopodien, verloren, als letzte Reminiscenz an ein früheres Entwickelungsstadium des Achsengerüstes. Die Skelett s t a c h e l n haben hier eben die a u s s c h l i e ß l i c h e Herrschaft erlangt, sie strecken ihre Seitenarme über den ganzen Weichkörper aus, und vor ihnen müssen alle anderen Gerüst- und Stützbildungen weichen. Das Achsengerüst ist in den Acanthophracten am Endpunkt seiner Entwickelung angelegt. Es hat hier den höchsten Grad von F e s t i g k e i t, aber auch von S t a r r h e i t erreicht, die Elasticität und Beweglichkeit der vorhergehenden 3. Entwickelungsstufe ist dafür verloren gegangen. Der Übergang vom 3. zum 4. und letzten Entwickelungsstadium des Achsengerüstes bezeichnet in m o r p h o l o g i s c h e r Hinsicht zwar einen F o r t s c h r i t t, in p h y s i o l o g i s c h e r Hinsicht aber einen entschiedenen R ü c k s c h r i t t. Das Achsengerüst der A c a n t h o m e t r e n erscheint hauptsächlich zur S t ü t z e, das der A c a n t h o p h r a c t e n besonders zum S c h u t z e eingerichtet.

Nach meiner oben entwickelten Auffassung entsteht das Achsengerüst der Acantharien ursprünglich innerhalb der Pseudopodien, also peripher, und wächst von hier erst allmählich centralwärts in den

Weichkörper hinein. HAECKEL vertritt den entgegengesetzten Standpunkt, nach ihm legt sich das Achsengerüst von innen nach aufsen („centrogen") an. Es ist daher nötig, unsere Betrachtungsweise derjenigen HAECKEL's gegenüber hier noch kurz zu rechtfertigen. Am klarsten formuliert HAECKEL seine Auffassung selbst in folgenden Worten: „Perigene und centrogene Skelette. Viel wichtiger als die topographische Beziehung des Skeletts zur Centralkapsel, nach welcher Ectolithia und Endolithia unterschieden werden können (§ 106), ist die Unterscheidung in perigene und centrogene Skelette, welche sich auf die primäre Entstehung des Skeletts aufserhalb oder innerhalb der Centralkapsel gründet. Centrogene Skelette besitzen nur die Acantharien, die sich auch durch ihr Acanthin-Substrat von den kieseligen Skelettbildungen aller anderen Radiolarien unterscheiden; bei allen Acantharien beginnt die Skelettbildung im Mittelpunkte der Centralkapsel, von welchem aus 20 Radialstacheln centrifugal sich entwickeln. Die drei anderen Legionen hingegen besitzen ebenso allgemein perigene Skelette, welche ursprünglich aufserhalb der Centralkapsel, niemals in ihrem Mittelpunkte entstehen" [1]).

HAECKEL behauptet, dafs bei den Acantharien die Bildung des Stachelskelettes vom Mittelpunkte des Rhizopodenkörpers ausgeht, wir haben, um die Genese des Achsengerüstes zu verstehen, drei Methoden um Rat gefragt, und zwar 1) die der direkten Beobachtung, 2) die der morphologischen Vergleichung und 3) die der mechanisch-physiologischen Erklärung. Die erste Methode liefs uns im Stich, denn der ursprüngliche Prozefs der Genese des Achsengerüstes wird ein phylogenetischer und als solcher natürlich direkter Beobachtung nicht mehr zugänglich sein und über die Ontogenie der Acantharien, die die phylogenetischen Vorgänge eventuell mehr oder weniger deutlich wiederspiegeln könnte, fehlt uns noch jede Erfahrung. Auf dem zweiten Wege, dem der morphologischen Vergleichung, kamen wir schon zu einem verwertbaren Anhaltspunkt, indem wir in Actinosphaerium und Actinophrys Formen kennen lernten, bei denen die Anlage des Achsengerüstes noch mehr oder weniger auf die Pseudopodien und die peripheren Plasmalagen des Rhizopodenkörpers beschränkt war und sich noch nicht bis zum Centrum Bahn gebrochen hatte. Am wertvollsten und ausschlaggebend für unser Urteil war jedoch die dritte Methode, der mechanisch-physiologische Erklärungsversuch. Wir hoffen durch denselben in den obigen Zeilen die eigenartige Entstehung des Achsengerüstes von aufsen nach innen plausibel gemacht zu haben. Wir sind also durch unsere Beobachtungen und Reflexionen nur zu Resultaten gelangt, welche einheitlich für unsere Auffassung von der Skeletogenese der Acantharien sprechen, und umgekehrt erklärt die letztere alle in Betracht kommenden Punkte in zufriedenstellender Art und Weise. Von Wert sind aber aufserdem eine Reihe von Verhältnissen als Beweise für die Richtigkeit unserer Theorie, deshalb, weil sie gegen die entgegengesetzte An-

1) HAECKEL, Grundrifs einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien. Berlin, 1887. § 107.

sicht HAECKEL's sprechen, wir können sie für uns als indirekte Beweise in Anspruch nehmen. Zunächst gehört hierher der Umstand, dafs die Acantharienstacheln im Centrum meist nicht verschmolzen, sondern ohne materielle Verbindung einfach ineinandergestemmt sind. Wäre das Skelett vom Centrum aus entstanden, so wäre es nicht einzusehen, weshalb es sich nicht einheitlich angelegt hätte, der Befund bestätigt nur die Annahme von der getrennten Anlage der Stacheln und ihrem erst sekundären Zusammentreffen im Centrum des Weichkörpers. — Weiter zweifelt wohl niemand daran, dafs die Achsennadeln Einrichtungen sind, die als Stütze der Pseudopodien mit diesen in engstem Zusammenhange stehen. Hätte nun die erste Anlage des Achsengerüstes im Centrum des Weichkörpers stattgefunden, so wäre dasselbe zuerst funktions- und somit auch bedeutungslos gewesen, und hätte erst bei dem weiteren Verlauf seiner Entwickelung seine Achsenstrahlen in die Pseudopodien hineinschicken können: in einer Annahme allein ein physiologischer und ein morphologischer Widerspruch zugleich. — Der Zellkörper der Heliozoen und Radiolarien ist normalerweise streng konzentrisch geschichtet. Durch den centralen Stachelstern des Achsengerüstes wird dieser konzentrische Schichtenbau notwendigerweise gestört, entweder mufs Kern und Endoplasma zur Seite rücken (Raphidiophrys, Acanthocystis), oder der Kern teilt sich frühzeitig in zahlreiche kleine Kerne, wie bei den meisten Acantharien (diese sogen. präcocine Kernteilung der Acantharien führt HAECKEL selbst auf den Einflufs des centralen Stachelsternes zurück, eine Ansicht, der wir oben schon vollständig zustimmten). Unter der Annahme eines centrogenen Ursprungs des Achsengerüstes müfste also nicht nur ein im Anfang völlig bedeutungsloses Organ entstehen, sondern es müfste sogar als solches bedeutungsvolle Umwälzungen im Bau des Zellkörpers bewirken! — Die Schalen und Skelette der übrigen Gerüstbildungstypen entstehen in den oberflächlichen Partieen des Sarcodekörpers, da, wo eine regere Wechselwirkung zwischen Organismus und Aufsenwelt deren Bildung bedingt. Das Achsengerüst würde nach der Annahme HAECKEL's die einzige Ausnahme von dieser Regel machen. Unsere Theorie beseitigt diesen Widerspruch, indem sie zeigt, wie die Achsennadeln peripher angelegt werden unter dem Einflufs mechanischer Kräfte der Aufsenwelt auf die Pseudopodien, und wie sie sich erst nach und nach infolge einer eigentümlichen centripetalen Verlagerung der als trophischer Reiz wirkenden Kräfte gleichsam in den Zellkörper einbohren, um endlich im Centrum aufeinander zu stofsen. — Unsere Theorie der Bildung des Achsengerüstes bleibt natürlich immerhin noch eine Theorie, aber, wie ich gezeigt zu haben hoffe, eine plausible. Sie bringt das Achsengerüst inbezug auf seine Genese und sein Wesen unserem Verständnis wenigstens ein Stück näher, und mehr kann man von einer Theorie zunächst nicht verlangen. Ob sie wirklich etwas Wahres getroffen hat, mufs die Zukunft lehren.

Zum Schlusse fassen wir unsere Darstellung von der Entwickelung des Achsengerüstes noch einmal in der folgenden Übersicht zusammen:

| | |
|---|---|
| Urgrund der Entstehung eines Achsengerüsts durch funktionelle Anpassung. | Vorübergehende Bildung eines Achsenstranges in den Pseudopodien infolge von Reiz. — Miliola, M. SCHULTZE; Difflugia, VERWORN. |
| I. Hauptabschnitt der Entwickelung. Heliozoen.<br>Zarte, vom Weichkörper noch abhängige, z. T. noch vergängliche, resorbierbare Achsennadeln. | I. Stadium, Actinosphaerium, Actinophrys. Achsennadeln isoliert in den einzelnen Pseudopodien, noch nicht bis zum Centrum des Weichkörpers vorgedrungen.<br>II Stadium, Raphidiophrys, Acanthocystis, Actinolophus. Achsennadeln im Centrum des Weichkörpers aufeinander gestofsen. |
| II. Hauptabschnitt der Entwickelung. Acantharien.<br>Festes, von der direkten Abhängigkeit des Weichkörpers emanzipiertes Skelett, das umgekehrt auf denselben gestaltend zurückwirkt. | III. Stadium, Acanthometren. Eine Anzahl von Achsenfäden zu festen Skelettstacheln entwickelt, dieselben sind im Centrum zusammengestemmt. Neben dem durch dieselben gebildeten festen Gerüst bestehen noch Pseudopodien mit gewöhnlichen Achsennadeln und die Myophrisken mit ihrem Stützfasernetz. — Resultat: elastischer, beweglicher Stützapparat, physiologischer Höhepunkt der Entwickelung. — Hauptfunktion: Stütze.<br>IV. Stadium. Acanthophracten. Entwickelung einer geschlossenen Gitterschale von den Skelettstacheln aus. Korrelationserscheinungen: Verschwinden von Axopodien, Myophrisken und Stützfäden. — Resultat: festgefügtes, starres, unbewegliches Skelett, morphologischer Höhepunkt der Entwickelung. — Hauptfunktion: Schutz. |

(Fortsetzung folgt im nächsten Heft)

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 899

# Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen.

## Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde.

Von

Dr. **Friedrich Dreyer** in Jena.

**Hierzu Taf. XV—XXIX.**

(Fortsetzung.)

---

## III. Abschnitt.

### 3. Gerüstbildungstypus: Die Vierstrahlergerüste.

Das morphologische Grundelement der Vierstrahlergerüste ist das vierstrahlige Spiculum, es ist die einfachste Form, in der uns die Tektonik des Vierstrahlergerüstes in seinen charakteristischen Eigentümlichkeiten entgegentritt.

Was man unter einem Vierstrahler zu verstehen hat, ist aus der Morphologie der Spongienspicula allgemein bekannt. Die 4 idealen Strahlen werden durch Stacheln oder Nadeln verkörpert, die im typischen Falle, gleiche Winkel zu einander bildend, in der Richtung der Tetraederachsen von dem centralen Radiationspunkte des Systems ausstrahlen. Meist sind jedoch die Verhältnisse nicht so regelmäßig entwickelt, die Winkel zwischen den Stacheln sind ungleich und zwar meist so, daß ein Stellungsunterschied zwischen 3 Stacheln und dem von deren Radiationspunkt sich erhebenden 4. Stachel in die Augen springt; jene kann man dann passenderweise als die Basalstacheln, diesen als Apikalstachel bezeichnen.

Die Eigentümlichkeiten in der Architektonik des Vierstrahlergerüstes sind in ihren wesentlichen Punkten bereits am einfachen vierstrahligen Spiculum angedeutet: das Vierstrahlergerüst ist fähig,

sich in 2 Wachstumsrichtungen auszubilden. Betrachten wir den organisierten Körper, an dessen Oberfläche sich dasselbe entwickelt, als Kugel, und denken wir uns einen Vierstrahler in der Weise auf dieselbe aufgesetzt, daß seine 3 Basalstacheln, die wir mit dem gemeinsamen Namen des basalen Tripodiums bezeichnen können, der Kugeloberfläche aufliegen, während der Apikalstachel distalwärts nach außen gerichtet ist, so können wir diese beiden Wachtumsrichtungen als tangentiale und radiale bezeichnen. In der tangentialen Wachstumsrichtung, der die 3 Basalstrahlen zu Grunde liegen, kommt es zur Entwickelung von Gitterplatten, deren Balken, ebenso wie es bereits bei dem basalen Tripodium zu erkennen war, unter einem Winkel von etwa 120° zusammenstoßen und sich verzweigen. Hierdurch wird es bedingt, daß in jedem Knotenpunkte 3 Gerüstbalken zusammenstoßen, dass sich jeder Balken bei seinem Weiterwachstum dichotomisch verzweigt, und daß die durch das Balkennetz gebildeten Maschen bei regulärer Ausbildung sechseckige Form haben. In der radialen Wachstumsrichtung entwickeln sich die dem Apikalstachel des Vierstrahlers entsprechenden Radialstacheln, die sich wie dieser von den Knotenpunkten des tangentialen Balkenwerkes erheben. Bei dem Aufbau der zusammenhängenden Vierstrahlergerüste hat das tangentiale Gitterwerk den größten Anteil und ist stets vertreten, während die Ausbildung von Radialstacheln häufig unterbleibt; tritt uns aber der Typus des Vierstrahlergerüstes in Gestalt von isolierten Spiculis entgegen, so können dieselben sogar bis zur Form von einaxigen Stabnadeln reduziert werden.

Das Vierstrahlergerüst ist in vieler Beziehung der wichtigste der uns beschäftigenden Gerüstbildungstypen. Einmal ist es nicht auf eine Gruppe beschränkt, sondern nimmt bei 3 großen Organismenabteilungen die herrschende Stellung ein, bei Polycystinen, Spongien und Echinodermen; also gerade da, wo die Skelettbildung im ganzen Organismenreiche den höchsten Grad der Entwickelung erreicht. Aber auch von der chemischen Natur des Materiales ist unser Gerüstbildungstypus unabhängig, er baut mit allen 3 Materialien, die bei der Gerüstbildung bei niederen Organismen überhaupt in Betracht kommen, mit kohlensaurem Kalk, Kiesel- und Hornsubstanz. Diese Universalität des Vierstrahlergerüstes wird dadurch erklärlich, das seine Bildung durch allgemein gültige, rein mechanische Gesetze bedingt ist, eine Erkenntnis, die nicht weniger als die beiden bereits genannten Momente die Wichtigkeit und be-

sonders das wissenschaftliche Interesse des Vierstrahlergerüstes begründen dürfte.

Wir gliedern unsere Betrachtung des Vierstrahlergerüstes in 2 Hauptteile. Im ersten, vergleichend-morphologischen Teile werden wir nachweisen, daß den Gerüsten der in Frage kommenden Organismen der Vierstrahlertypus zu Grunde liegt, und schildern, in welcher Weise nach diesem Typus die Gerüstbildung bei den verschiedenen Organismenabteilungen von statten geht, wie sich der Entwickelungsgang des Skelettes in seinen Hauptzügen darstellt. Im zweiten, ätiologischen Teile zeigen wir dann, daß und wie die Bildung des Vierstrahlergerüstes durch rein mechanische Gesetze bedingt ist.

## I. Vergleichende Morphologie der Vierstrahlergerüste.

### a) Das Skelett der Spongien.

Bei den Spongien liegen die Gerüstbildungsverhältnisse am klarsten und sind daher hier schon lange bekannt, teilweise auch morphologisch richtig gedeutet, erkannt worden. Der Hauptgrund hiervon liegt darin, daß die Spongiengerüste sich meist noch aus isolierten Spiculis konstituieren, und wo es zur Bildung eines zusammenhängenden Skelettes kommt, sind die Spicula nicht untereinander verschmolzen, sondern nur verkittet, so daß ihre Individualität noch deutlich gewahrt bleibt. Außerdem ist die morphologische Umwandlung der typischen Formen bei den Spongiennadeln noch nicht weit vorgeschritten, entweder sie lassen den Typus des Vierstrahlers noch deutlich erkennen, oder sich doch leicht auf denselben zurückführen.

In bezug auf den Gerüstbildungstypus müssen wir zunächst die Hexactinelliden von allen übrigen Spongien abtrennen, ihre Spicula gehören einem ganz andern, bis jetzt in bezug auf seine Bildungsfaktoren noch rätselhaften Gerüstbildungstypus an. Alle übrigen Spongien, die übrigen Kieselschwämme, die Kalkschwämme und die Hornschwämme besitzen Vierstrahlergerüste.

Die Skelette der Kiesel-, Kalk- und Hornschwämme lassen zwar in ihrem allgemeinen Habitus gewisse Unterschiede erkennen, dieselben sind jedoch nebensächlicher Natur, beruhen auf sekundären Differenzen der Art und Weise, wie die Spicula zusammengefügt sind; der Typus der Nadelformen bleibt aber hiervon unberührt. Die Morphologie der Spicula zeigt sich völlig unabhängig von der chemischen Natur des Materiales,

sie ist überall dieselbe, weshalb wir auch die 3 Spongiengruppen gemeinsam behandeln können und werden. Die Figuren 68—74 beziehen sich auf Kalkschwämme, 75—81 auf Kieselschwämme, 82 und 83 auf Hornschwämme.

Typische Vierstrahler kommen besonders häufig vor bei Kalkschwämmen, Tetractinelliden und Lithistiden (Fig. 68, 69, 75), jedoch auch bei Hornschwämmen (Fig. 82) sind in einigen Fällen typische vierstrahlige Spicula vorhanden. Meist wird aber das morphologische Element des Vierstrahlers mehr oder weniger alteriert, wie es gerade die lokalen Bildungsbedingungen und Bedürfnisse des Spongienorganismus mit sich bringen. Das Spiculum dient als Baustein des Spongienskeletts und muß sich den Forderungen desselben anpaßen, die Spicula der Dermalseite sind meist anders gestaltet als die der Kanal- und Gastralwände, noch stärker werden die Abweichungen, wo es zur Bildung spezieller Anpassungen kommt, wie z. B. bei den kaminförmigen Stachelkränzen in der Umgebung der Oscula und den Wurzelschöpfen an der Basis mancher Spongien. Die häufigste Veränderung, welche sich am Vierstrahler abspielt, besteht in der Unterdrückung der Bildung eines Stachels, den wir als den Apikalstachel betrachten können; die hierdurch entstehenden Dreistrahler gehören zu den verbreitetsten Nadelformen (Fig. 72, 70, 73, 74, 79, 81a, 83). Die Reduktion der Stachelanzahl kann jedoch noch weiter gehen und zur Bildung einfacher Stabnadeln führen und zwar kann dies auf dreierlei Art und Weise geschehen. Einmal kann der Rückbildungsprozeß direkt vom Vierstrahler ausgehen, der Apikalstachel wird auf Kosten des basalen Tripodiums immer mehr verlängert (Fig. 71, 76); während das letztere ihm gegenüber stark zurücktritt, vertritt er den Hauptteil des Spiculums. In extremen Fällen sitzt das basale Tripodium als kleiner unscheinbarer Knoten am einen Ende des verlängerten Apikalstachels (Fig. 78), und es bedarf nur noch einer gänzlichen Rückbildung desselben, so ist der Apikalstachel zur Stabnadel geworden. Derselbe Vorgang kann sich auch beim Dreistrahler abspielen, auch hier kann durch extreme Verlängerung eines Stachels (Fig. 70) unter gleichzeitiger Rückbildung der beiden anderen eine Stabnadel entstehen. Drittens endlich kann umgekehrt ein Stachel des Dreistrahlers rückgebildet und die beiden anderen in der Entwickelung gestärkt und zur Stabnadel ausgezogen werden, wie dies aus der Übergangsreihe von Figur 81*a*—*f* zu ersehen ist. Eine Stabnadel kann also entweder einem oder zwei Stacheln des

vierstrahligen Spiculums entsprechen (abgesehen davon, daß auch aus den sechsstrahligen Hexactinellidenspiculis Stabnadeln hervorgehen). — Ein anderer Faktor der Veränderung der typischen Grundform ist in der Variabilität der Winkelbildung gegeben. Am meisten schwankt der Winkel zwischen Apikalstachel und basalem Tripodium. Oft ist derselbe sehr groß, die Basalstacheln einander also nach unten sehr genähert (Fig. 76) und bilden so ein nach oben spitz zulaufendes Zelt, von dessen Spitze sich der Apikalstachel erhebt. Bei anderen Formen weichen die Basalstacheln immer mehr auseinander, der Winkel, den sie mit dem Apikalstachel bilden, verkleinert sich stetig, bis er endlich die Größe eines Rechten erreicht hat (Fig. 69). Darüber hinaus geht die Verkleinerung des Winkels seltener, immerhin kommt es jedoch noch häufig genug vor, daß derselbe zu einem spitzen Winkel wird. Die Basalstacheln krümmen sich dann nach oben dem Apikalstachel zu, und das Spiculum gewinnt so das Aussehen eines Ankers (Fig. 71, 77, 78). Analogen Schwankungen unterliegen auch die Winkel, welche die Basalstacheln des Vierstrahlers untereinander bilden, und diejenigen zwischen den Stacheln des Dreistrahlers (Fig. 73). Oft erfahren die Stachelenden, zuweilen auch die ganzen Stacheln, hackenförmige Krümmungen (Fig. 71, 77), und an den Stachelenden spielen sich noch eine große Reihe von anderweitigen Umgestaltungen und Differenzierungen ab (Fig. 69). Besonders charakteristisch sind die wurzelartigen Wucherungen an den Stachelenden der Lithistiden (Fig. 79, 80). Diejenigen benachbarter Stachelenden verflechten sich innig miteinander und verbinden so die einzelnen Spicula zu einem zusammenhängenden, meist sehr festen Skelett. Bei den Lithistidenabteilungen der Rhizomorinen und Megamorinen erstreckt sich diese unregelmäßige Wucherung über die ganzen Spicula und verwandelt so das Skelett in ein ganz unregelmäßiges knorriges Flechtwerk, von dessen Elementen keine bestimmte morphologische Gestaltung mehr zu erkennen ist. — Wir wollen an dieser Stelle naturgemäß nicht näher auf die zahllosen Variationen der Spongiengerüste eingehen, zumal da die Morphologie der Spongienskelette durch eine umfangreiche Litteratur zur Genüge bekannt ist. Wir haben nur einige Hauptpunkte herausgegriffen, um zu zeigen, daß trotz aller sekundären Umgestaltungen und Differenzierungen der Spicula der Vierstrahlertypus bei den Spongiengerüsten klar zu Tage tritt.

Erwähnung möge nur noch der Umstand finden, daß man

verschiedentlich Spiculis begegnet, deren Nadeln sich an ihren Enden dichotomisch verzweigen (Fig. 75, 80). Dies ist mehr wie eine einfache Differenzierung der Stachelenden, es ist der erste Schritt, welcher über die morphologische Individualität eines Vierstrahlers hinausführt. Jeder Stachel wird durch die dichotomische Verzweigung zu einem eigenen Dreistrahler. Wir werden sehen, daß bei den Echinodermen und Polycystinen durch diesen Wachstumsvorgang ganze Gitterplatten und zusammenhängende Schalen gebildet werden.

Es braucht wohl kaum erst darauf hingewiesen zu werden, daß wir scharf zu unterscheiden haben zwischen nur sekundär und äußerlich verkitteten Spiculis und einem einheitlichen Vierstrahlergerüst. Wo wir bei den Spongien zusammenhängenden Skeletten begegnen, sind dieselben stets durch nachträgliche Verbindung vorher getrennter Spicula entstanden, deren morphologische Individualität auch nach der Verbindung meist noch deutlich erkennbar ist. Teils ist die Verbindung der Spicula eine rein mechanische, wie bei der soeben erwähnten Wurzelverflechtung der Lithistiden, teils werden die Spicula durch um sie ausgeschiedene Hornsubstanz verkittet (Kieselschwämme) oder in Hornfaserstränge völlig eingebettet (Fig. 84) (Uebergang von Kieselschwämmen zu Hornschwämmen), teils endlich werden die parallel aneinandergelegten Nadeln der einander benachbarten Spicula durch einen nachträglich gebildeten Kieselmantel verlötet (Fig. 85) (dictyonine Hexactinelliden), aber auch in diesem Falle geht die sekundäre Natur der Verbindung aus den getrennt nebeneinander herlaufenden Achsenkanälen der verkitteten Nadeln deutlich hervor. Ganz anders verhält es sich mit den Gitterplatten und Schalen der Echinodermen und Polycystinen, die von vornherein, wenigstens ontogenetisch, einheitlich angelegt sind. Diese Art der Gerüstbildung bezeichnet gegenüber derjenigen der Spongien eine höhere Entwickelungsstufe, zu der die oben erwähnte distale dichotomische Verzweigung der Stachelenden bei Spongien hinüberweist.

### b) Die Skelettbildung der Echinodermen.

Das Skelett der Echinodermen übertrifft an Komplikation der morphologischen Zusammensetzung und an physiologischer Leistungsfähigkeit, kurz an Höhe der Ausbildung alle tierischen Skelette. Hiernach würde zunächst niemand vermuten, dass es ebenfalls auf den einfachen Typus des Vierstrahlergerüstes zurückführbar ist. Um so interessanter und wichtiger ist es, daß in der neueren Zeit aus den Untersuchungen Selenka's und Semon's, hervorgeht, daß das Skelett bei sämtlichen Echinodermen ursprünglich nach unserem Typus des Vierstrahler-

gerüstes angelegt wird und somit auch seine Bildung sich einer mechanischen Erklärung zugänglich erweist.

Wir werden im Folgenden die erste Anlage und Entwickelung des Echinodermenskelettes in seinen Hauptzügsn schildern, indem wir uns an den Bericht SEMON's [1]) eng anlehnen.

Die erste Anlage des Skelettes verläuft bei allen Echinodermen in hohem Grade übereinstimmend.

Verfolgen wir zunächst die Bildung eines Skelettelementes bei einer Seeigellarve. Zuerst tritt in einer Mesenchymzelle ein kleines, kaum erst sichtbares Kalkkörnchen auf (Fig. 86 *a*). Dasselbe hat zunächst noch keine bestimmt ausgesprochene Gestalt, es vergrößert sich aber allmählich und nimmt dabei die Form eines kleinen Tetraeders an (Fig. 86 *b*). Das Wachstum des Tetraeders schreitet weiter fort, so daß dasselbe mit der Zeit eine einseitige Auftreibung der Bildungszelle veranlaßt (Fig. 86 *c*). Betrachtet man den Kalkkörper bei stärkerer Vergrößerung, so sieht man, daß derselbe ungemeine Ähnlichkeit mit einem echten Tetraederkrystalle besitzt und sich von einem solchen nur dadurch unterscheidet, daß seine Flächen nicht vollkommen eben, sondern nach innen etwas konkav eingebogen sind (Fig 86 *c'*). Endlich tritt ein Stadium ein, wo die Bildungszelle dem Tetraeder zu klein wird, sie vermag ihn nicht mehr in sich zu beherbergen, und so rückt er aus ihr heraus, um seine intracellulare Lage mit einer intercellularen zu vertauschen (Fig. 86 *d*). Etwa gleichzeitig mit dieser Lageveränderung tritt auch eine Veränderung im Wachstumsmodus des Kalkkörpers ein. Derselbe vergrößert sich nicht mehr gleichmäßig in den vier Richtungen des Tetraeders, sondern 3 Ecken des letzteren wachsen zu Armen resp. Nadeln aus, die sich zwischen die Mesenchymzellen einschieben, das Wachstum in der Richtung der 4., senkrecht emporstrebenden Tetraederecke unterbleibt dagegen (Fig. 86 *d*). Das Tetraeder wird somit zum dreistrahligen Spiculum, im Centrum des letzteren bleibt das Tetraeder jedoch noch eine Zeit lang deutlich sichtbar (Fig. 86 *d*, *d'*). Bei stärkerer Vergrößerung bemerkt man, daß die sich bildende Nadel von einem organischen Häutchen überkleidet wird (Fig. 86 *d*, *d'*). Das Endresultat des Prozesses ist ein typisches dreistrahliges Spiculum (Fig. 86 *e*).

---

1) R. SEMON, Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeers. Mitteil. d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. VII, Heft 2.

„Wir sahen, daß die Dreistrahler, aus denen sich das Pluteusskelett bildet, ursprünglich von kleinen Tetraedern, also vierachsigen Gebilden abzuleiten sind. Dies scheint nun ein ganz allgemeines Gesetz zu sein, und wenige, wohl nur scheinbare Ausnahmen abgerechnet, glaube ich, sind alle Kalkbildungen der Echinodermen (Larven und entwickelter Tiere) im Grunde von derartigen Tetraedern abzuleiten. Bei einem Teil entwickeln sich alle vier Achsen weiter: in diese Reihe gehören die Rädchen der Auricularien und Holothurien und die Stacheln der Asteriden, Ophiuriden und Echiniden. In einer zweiten Reihe von Fällen entwickeln sich nur drei Achsen, und die vierte tritt zurück. In diesem Falle erfolgt dann das wirkliche Längenwachstum mit all seinen komplizierten Gabelungen und Verzweigungen in einer Ebene, und nur die bloße Dickenzunahme erfolgt auch in anderen Ebenen. In diese Kategorie gehören die plattenförmigen Skelettbildungen sämtlicher vier Echinodermenordnungen, also bei weitem die Mehrzahl aller Skelettbildungen bei den Echinodermen überhaupt“ [1]). Wir sehen also, daß SEMON durch seine Untersuchungen über das Echinodermenskelett zu Resultaten gekommen ist, welche mit unserem in der Einleitung zu diesem Abschnitt erwähnten allgemeinen Wachstumsgesetz für die Entwickelung der Gerüste aus dem Vierstrahler vollkommen übereinstimmen. Die tangentialen Schalen- und Plattenbildungen entwickeln sich aus dem basalen Dreistrahler; wo radiale Stacheln zur Ausbildung kommen, dient der Apikalstrahl als Ausgang und Grundlage der Entwickelung.

Die Entwickelung eines Echinodermenstachels verläuft demnach in der folgenden Weise. Als Beispiel wählen wir einen Stachel der Ophiuride des Pluteus paradoxus. — Aus dem Tetraeder geht durch Auswachsen aller 4 Ecken zu Stacheln ein typisches vierstrahliges Spiculum hervor (Fig. 87 *a*). Dasselbe vergrößert sich durch Wachstum, und zunächst wachsen dann am Apikalstachel dicht unter dessen Spitze drei Seitenarme aus, welche in ihrer Stellung den 3 Basalstacheln entsprechen (Fig. 87 *b*). Sie bilden sich später zu tangentialen Stützbalken des Stachels aus, wie aus Figur 87 *d* ersichtlich sein wird. Während dessen entwickelt sich aus den Basalstacheln die Fußplatte des Stachels. Jeder derselben wächst zu diesem Ende dichotomisch

1) loc. cit. pag. 293.

zu 2 Armen aus, und das Ganze erhält schließlich durch einen umlaufenden Ring einen festen äußeren Abschluß (Fig. 87 *c*). Auf der so gebildeten basalen tangentialen Grundlage vollzieht sich dann die definitive Ausgestaltung des Stachels.

Die Stacheln zeigen uns den Weg zum Verständnis der Holothurienrädchen, diese entsprechen dem basalen Teil einer Stachelanlage. Die einzige Schwierigkeit, welche sich diesem Vergleiche entgegenstellt, besteht darin, daß das Holothurienrädchen nicht dreistrahlig ist, wie die Fußplatte eines Stachels, sondern sechs- und mehrstrahlig; aber auch diese Schwierigkeit ist leicht zu überwinden. Man begegnet nämlich zuweilen Fußplatten von Stacheln, die von dem normalen Verhalten (Fig. 87 *c*) dadurch abweichen, daß die 6 sekundären peripheren Arme nach dem Centrum zusammenrücken, so daß der centrale primäre Dreistrahler kaum noch als solcher zu unterscheiden ist (Fig. 88). An solche Befunde schließen sich dann unmittelbar solche Fußplatten an, bei denen die sekundären Arme im Centrum völlig zusammengestoßen sind und den primären Dreistrahler ganz verdrängt haben. Das Resultat ist ein Rädchen mit 6 Speichen (Fig. 89), welches wir nun ohne weiteres einem sechsstrahligen Holothurienrädchen (Fig. 90) gleichsetzen können, nur müssen wir bedenken, daß beides, die sechsstrahlige Fußplatte des Stachels und das sechsstrahlige Holothurienrädchen, in letzter Linie 4 Dreistrahlercentren zu homologisieren ist, die im nunmehrigen einheitlichen Centrum vereinigt sind. Die vielstrahligen Holothurienrädchen (Fig. 91) sind durch sekundäre Vermehrung der Strahlen leicht aus dem sechstrahligen entstanden zu denken.

Endlich möge noch kurz der Entwickelung der Synaptidenanker mit ihren zugehörigen Platten gedacht werden, die in mancher Hinsicht eigenartig und abweichend von den bisher geschilderten Entwickelungstypen verläuft. Abweichend von dem Typus ist die Genese insofern, als sie nicht von einem vierachsigen Gebilde ihren Ausgang nimmt, sondern Anker sowohl als Platte legen sich zunächst stabförmig an. Die Entwickelung beginnt mit der Anlage des Ankers, der zuerst gebildete Stab (Fig. 92 *a*) entspricht dem Ankerstiele. Es dauert nicht lange, so wächst das Ende desselben in 2 Seitenstrahlen aus (Fig. 92 *b*), die anfangs rechtwinklig vom Hauptstrahle abgehen, um sich während des weiteren Verlaufs der Entwickelung nach hinten umzukrümmen, es sind die Ankerschaufeln. Bald nach ihrem Aus-

wachsen zeigt sich dann auch die erste Anlage der Gitterplatte als ein kurzes Stäbchen, welches rechtwinklig zur Längsachse des Ankerstiels auf diesem etwa in der Mitte liegt (Fig. 92 *c*). Dasselbe beginnt bald sich an seinen beiden Enden dichotomisch zu verzweigen (Fig. 92 *d*), nachdem die Seitenzweige eine bestimmte Länge erreicht haben, verzweigen sie sich abermals (Fig. 92 *e*), und durch solche fortgesetzte dichotomische Verzweigung bei gleichzeitiger Verschmelzung aufeinanderstoßender Balkenenden entsteht eine von meist sechseckigen Poren durchbrochene Gitterplatte (Fig. 92 *f*, *g*). Nachdem dieselbe an ihrer Peripherie zu einem gleichmäßigen Abschluß gekommen ist (Fig. 92 *h*, *i*), ist die Ankerplatte der Hauptsache nach fertig, nachträglich werden die polygonalen Maschen nur noch ausgerundet (Fig. 92 *h*), und zum Schlusse bildet sich an ihrer inneren Kontur noch ein gezähnelter Rand aus (Fig. 92 *i*). Wir sehen also, daß bei den Ankern und den dazu gehörigen Platten der Synaptiden die Abweichung nicht auf prinzipieller Verschiedenheit, sondern nur auf einer sekundären Verwischung des typischen Verhaltens beruht, welches bei dem weiteren Fortgang der Entwickelung wieder völlig klar zu Tage tritt. Der Anker entspricht einem Dreistrahler, bei welchem ein Stachel stark verlängert, die beiden anderen nach hinten umgebogen sind, analog dem gleichen Verhalten mancher Spongiennadeln (Fig. 71, 77). Die Gitterplatte zeigt den typischen Wachstumsmodus des basalen Dreistrahlers, wie man es sich besser nicht wünschen kann.

So hoch kompliziert und differenziert die Skelette der Echinodermen in ausgebildetem Zustande auch sind, so gestaltet sich ihre erste Entwickelung doch höchst einfach. Sie verläuft bei sämtlichen Skelettteilen und allen Echinodermengruppen in völlig übereinstimmender Weise nach dem Typus des Vierstrahlergerüstes, was uns zu dem höchst wichtigen Schlusse berechtigt, die Echinodermenskelette dem Typus der Vierstrahlergerüste einzureihen.

### c) Das Skelett der Polycystinen.

Bei den Radiolarien gehören die Skelette der Spumellarien und Nassellarien dem Typus der Vierstrahlergerüste an. Die Verschiedenheiten der beiden genannten Radiolarienabteilungen lassen sich in letzter Linie auf die verschiedene Grundform zurückführen, den Spumellarien liegt die homaxone Kugelform, den Nassellarien eine monaxone Gestalt zu Grunde. Abgesehen von diesem

promorphologischen Unterschiede, der sich natürlich auch besonders in der Gestaltung der Skelette geltend macht, ist der Typus des Skelettbaues bei Spumellarien und Nassellarien ein völlig einheitlicher. Methode des Baues und Charakter der Gerüststruktur sind dieselben, hier wie dort liegt der Vierstrahlertypus zu Grunde, nur die gröbere äußere Gesamtform und Anlage der Bauwerke paßt sich der Grundform des Weichkörpers an und ist hiernach verschieden.

Außerdem weisen verschiedene Umstände darauf hin, daß die Übereinstimmung im Skelettbau nicht nur äußerer Natur ist, sondern zum Teil auf Verwandtschaft beruht. Es empfiehlt sich daher, die Spumellarien und Nassellarien in einer höheren systematischen Kategorie zu vereinigen, für welche wir am besten den alten Ehrenberg'schen Namen der Polycystinen beibehalten. Spumellarien und Nassellarien hängen untereinander genetisch etwas näher zusammen, wie mit Acantharien und Phäodarien. Vermutlich ist der Ast der Polycystinen nach seiner Abzweigung vom Rhizopodenstammbaume noch eine kurze Strecke weit einheitlich fortgewachsen, um sich erst dann in die beiden Zweige der Spumellarien und Nassellarien dichotomisch zu spalten. Von dem gemeinsamen homaxonen Stammtypus werden sich die Nassellarien durch Annahme der monaxonen Grundform seitlich abgezweigt haben, während die Spumellarien unter Beibehaltung der homaxonen Grundform den Hauptast geradlinig fortsetzten.

Als Ausgangspunkt für die Entwickelung der Polycystinenskelette sind solche Formen zu betrachten, deren Gerüst noch auf der Entwickelungsstufe steht, wie wir sie bei den Spongien kennen lernten. Ein einheitliches, aus einem Gusse hergestelltes Skelett existiert bei ihnen noch nicht, sondern der Typus des Vierstrahlergerüstes tritt noch in Form von isolierten Spiculis auf. (Vergl. hierzu Fig. 93—101.) Neben dem typischen Vierstrahler kommen auch hier dieselben abgeleiteten Nadelformen vor, die wir schon bei den Spongien und teilweise auch Echinodermen kennen lernten: der Dreistrahler und die Stabnadel, und außer solchen durch Reduktion der Stachelanzahl von dem Vierstrahler ableitbaren Spiculumformen begegnet man auch hie und da einer Vermehrung der Nadeln, so daß dann mehr als 4 Nadeln von einem gemeinsamen Punkte ausstrahlen.

Außerdem finden sich auch bei den Polycystinen Nadeln, welche die Stufe der morphologischen Individualität eines Vier- resp. Dreistrahlers überschreiten, analog den oben angeführten Vor-

kommnissen bei Spongien (Fig. 75, 80). In dieser Hinsicht für die Polycystinen ganz besonders charakteristisch ist der Doppelvierstrahler (Fig. 93, 94, 101). An einem Querbalken kann man 2 Vierstrahlercentren unterscheiden, indem von jedem Ende desselben nach entgegengesetzter Richtung drei Basalstacheln ausstrahlen, der verbindende Mittelbalken selbst ist der beiden Vierstrahlerindividuen gemeinsame Apikalstrahl. Zuweilen geht die Vergrößerung der Spicula noch weiter, durch fortgesetzte terminale Verzweigung der Stacheln entstehen reich verästelte, hirschgeweihartige Skelettstücke (Fig. 95 u. 95 *a*). Die Verzweigung folgt streng dem Typus des Vier- resp. Dreistrahlers, jeder Knotenpunkt entspricht je nach der Zahl der von ihm ausgehenden Arme einem Dreistrahler- oder Vierstrahlercentrum, die Anzahl der vorhandenen Centren entspricht der Zahl der morphologischen Vierstrahlerindividuen, die das betreffende Spiculum aufwiegt. Bei dem zur Erläuterung dieser Verhältnisse als Beispiel herangezogenen und in Figur 95 wiedergegebenen Thalassoxanthium cervicorne geht das Wachstum und die Verzweigung der Spicula außerordentlich weit, die hierdurch entstehenden Skelettstücke umhüllen den Weichkörper als ein dichtes Gewirr ineinander verfilzter Kieselbalken, welches mit manchen spongiösen Spumellarienschalen schon große Ähnlichkeit besitzt, und ebenso ist die in Figur 98 dargestellte Spiculumform ein Anlauf zu einer ebenen Gitterplatte resp. -schale. Es ist hier nur noch ein kleiner Schritt bis zur Bildung einer solchen einheitlichen Spumellarienschale, derselbe wäre vollzogen, sobald die Balkenenden der einzelnen Skelettstücke miteinander verwachsen würden. Die mehreren morphologischen Vierstrahlerindividuen entsprechenden Spicula sind eine instruktive Zwischenstufe zwischen isolierten einzelnen Spiculis und einem einheitlichen Skelett.

Es giebt zwar eine Anzahl von spiculumführenden Polycystinen, denen eine ganz bestimmte Nadelform charakteristisch ist, so enthält das in Figur 93 dargestellte Sphaerozoum geminatum nur Vierstrahler und Zwillingsvierstrahler, Thalassoxanthium cervicorne (Fig. 95) ausschließlich die soeben geschilderten verästelten Spicula; wollte man jedoch hiernach die Spiculumform als charakteristisches und beständiges Artmerkmal hinstellen, so würde man mindestens ebenso viel, wenn nicht mehr Ausnahmefälle konstatieren müssen, als solche, welche die Regel bestätigten. Man kann zwar meist einen für die Art charakteristischen G r u n d z u g  i m  a l l g e m e i n e n  H a b i t u s der Nadelhülle beobachten,

die *Form der einzelnen Spicula* scheint aber häufig *beträchtlichen Schankungen* unterworfen und daher auch von keiner allzu großen Bedeutung zu sein. Im Weichkörper ein und derselben Art sind häufig mehrere Nadelformen vertreten (Fig. 96, 97), bei Lampoxanthium pandora (Fig. 94) finden sich alle Nadelformen: Stabnadeln, Dreistrahler, Vierstrahler, Zwillingsdrei- und -vierstrahler regellos durcheinander. Daß auch bei den Spongien häufig verschiedene Nadeln in ein und demselben Individuum vorkommen, ist ja bekannt.

Schon bei den spiculumführenden Polycystinen, also noch bevor es zur Bildung einheitlicher Schalen kommt, trennen sich die Wege der Spumellarien und Nassellarien, können wir Formen mit Spumellarien- und Formen mit Nassellariencharakter unterscheiden. Die allen Radiolarien gemeinsamen Stammformen, von denen auch der Stammbaum unserer Polycystinen ausgeht, besaßen wahrscheinlich bei streng konzentrisch geschichtetem Bau homaxone Kugelgestalt und waren noch skelettlos, ebenso wie die heute noch lebende und besonders von Haeckel als wichtige Stammform bezeichnete Actissa (Fig. 42). Durch Bildung von Spiculis im Weichkörper fand bei solchen Stammformen die erste Anlage des Vierstrahlergerüstes statt. Diese Gruppe der Beloidea (Fig. 93—95) war wahrscheinlich noch allen Polycystinen gemeinsam, in ihr begannen sich nun aber die Spumellarien von den Nassellarien zu trennen, und zwar geschah dies, wie oben bereits angedeutet wurde, in der Weise, daß sich die primitiven Beloidea direkt und geradlinig zu den Spumellarien fortsetzten, während sich die Nassellarien durch Annahme der monaxonen Grundform seitlich von ihnen abzweigten. *In der Annahme der monaxonen Grundform haben wir die Ursache aller den Nassellarien eigentümlichen und von den Spumellarien abweichenden Grundcharaktere zu suchen, diese als Korrelationserscheinungen der monaxonen Grundform zu betrachten.* In Bezug auf den *Weichkörper* äußert sich der Umschwung zur Nassellariennatur in der Differenzierung der charakteristischen *Nassellariencentralkapsel* (Fig. 49, vergl. S. 270—276), in bezug auf das *Skelett* in der Beschränkung der zahlreichen Beloideenspicula auf ein *einziges Hauptspiculum* (Fig. 99, 100, 101), von dem die Entwickelung des Nassellarienskeletts auszugehen hat. *Nassellariencentralkapsel und ein einziges diese stützendes Spiculum sind die beiden fundamen-*

talen Differentialcharaktere der Stammgruppe der Nassellarien, der Plectoideen, der ganze weitere Entwickelungsgang der Nassellarien ist als notwendige Folge bereits durch diese beiden Fundamentaleigenschaften bedingt und gegeben, durch sie werden den Nassellarien ihre Entwickelungswege vorgezeichnet. Die Spicula der Beloidea, der Stammgruppe der Spumellarien, und diejenigen der Plectoidea, der Stammgruppe der Nassellarien, stimmen morphologisch vollkommen miteinander überein, in beiden Gruppen finden sich dieselben Nadelformen wieder, wie aus dem Vergleich der beigegebenen Figuren ersichtlich ist, die Unterschiede zwischen dem Spumellarien- und Nassellariengerüst beruhen nur darauf, daß die Entwickelung des ersteren von den zahlreichen Beloideenspiculis, die Entwickelung des letzteren von dem einzigen Plectoideenspiculum ihren Ausgang nimmt. — Verfolgen wir nun im Folgenden in ihren Hauptzügen die charakteristischen Eigentümlichkeiten der Entwickelung des Spumellarien- und Nassellarienskelettes.

Die Entstehung der Spumellarienschale von einer Spiculumhülle von Vierstrahlern aus ist sehr leicht zu verstehen. Denken wir uns die vierstrahligen Spicula einer Beloidee gleichmäßig und dicht über den kugeligen Weichkörper verteilt und zwar so, daß ihre drei Basalstacheln der Oberfläche desselben tangential aufliegen, die Apikalstacheln radial nach außen gerichtet sind, und stellen wir uns dann vor, daß die Basalstacheln der benachbarten Vierstrahler miteinander in Kontinuität treten, so haben wir eine Spumellarienschale vor uns. Das von den Basalstrahlen der Vierstrahler gebildete Gitterwerk derselben bildet polygonale Maschen, in jedem Knotenpunkte stoßen 3 tangentiale Balken unter dem charakteristischen Dreistrahlerwinkel von 120° zusammen, und senkrecht aus jedem Knotenpunkte kann sich ein Radialstachel, entsprechend dem Apikalstachel des Vierstrahlers, erheben. Jeder Knotenpunkt des Balkenwerkes der Schale entspricht einem Vierstrahlercentrum, dem Radiationspunkt eines morphologischen Vierstrahlerindividuums (Fig. 102, 103).

Sind die Balken des tangentialen Gitterwerkes gleich lang und die von ihnen gebildeten Winkel gleich groß, d. h. gleich 120°, so sind die von ihnen gebildeten Maschen reguläre Sechsecke, meist sind dieselben jedoch mehr oder weniger unregelmäßig sechseckig bis polygonal (Fig. 102, 103). Sehr häufig sind die Maschen der Gitterschale zu runden Poren ausgerundet (Fig. 106

—109), oft sind die runden Poren noch von polygonalen Leistenwällen umzogen (Fig. 104, 105, 108 innere Schale). Die Stärke der Balken der Gitterschale schwankt zwischen sehr weiten Grenzen, oft sind sie außerordentlich dick und massig (Fig. 105), zuweilen sind sie wie ein zartes Spinngewebe zwischen den Radialstacheln ausgespannt (Fig. 109 äußerste Schale). Wir wollen uns jedoch hier nicht auf eine nähere Schilderung des Balkenwerkes der Schale einlassen — bei den Nassellarienschalen begegnen wir genau denselben Verhältnissen —, wir werden in dem Abschnitte über die Ätiologie der Vierstrahlergerüste die Dictyose der Spumellarien und Nassellarien zugleich mit analogen Befunden bei Spongien- und Echinodermenskeletten gemeinsam behandeln und zugleich in ihren verschiedenen Modifikationen auf ihre bewirkenden Ursachen zurückführen.

Ich sagte oben, aus jedem Knotenpunkte der Gitterschale kann sich ein Radialstachel erheben. Wir müssen dies als das typische Verhalten bezeichnen, da bei ihm thatsächlich an jedem Vierstrahlercentrum alle vier Strahlen verkörpert sind (Fig. 102, 103), es findet sich jedoch nur verhältnismäßig selten realisiert, wenigstens sind die Stacheln nur selten alle gleich stark ausgebildet. Meist ist eine Anzahl von Stacheln vor den übrigen durch stärkere Entwickelung bevorzugt, und man kann zwischen Haupt- und Nebenstacheln unterscheiden (Fig. 102, 103). Wir können diese Differenzierung als das Resultat eines Kampfes ums Dasein zwischen den Stacheln ansehen, die auslesende Rolle spielen dabei vermutlich durch die Hydrostatik des Organismus bedingte Gleichgewichtsverhältnisse, dieselben Faktoren, welche auch die Grundformen modeln, ja der Differenzierung der Grundform geht in der Regel eine entsprechende Differenzierung der Stacheln voraus, die erstere wird von der letzteren meist erst angebahnt — wir haben auf diese Verhältnisse jedoch erst später (im V. Abschnitt) einzugehen. Oft sind die Hauptstacheln in größerer Anzahl vorhanden und gleichmäßig über die Schale verstreut (Fig. 102), bei anderen Formen sind jedoch nur wenige ausgebildet und dafür in ganz bestimmten und deutlich erkennbaren Achsenrichtungen angeordnet. So sind bald 6 Stacheln entwickelt, die nach den drei Dimensionen des Raumes ausstrahlen und die Achsen eines Oktaeders verkörpern (Fig. 103, 108), bald sind vier in Kreuzform gestellte Stacheln vorhanden, welche in einer Ebene liegen, die man dann als Äquatorealebene betrachten kann, bei anderen Formen endlich macht sich eine noch weitergehende

Reduktion der maßgebenden Achsen geltend, und es kommt zur Differenzierung einer einzigen Hauptachse (Fig. 104). Hand in Hand mit der Differenzierung der Hauptstacheln geht dann meist Reduktion und Schwund der zwischen ihnen übrig bleibenden Nebenstacheln (vergl. die Reihe der Figuren 102, 103, 108, 104). Durch diese Differenzierungsvorgänge wird die ursprünglich allseitig gleichartige und homaxone Spumellarienschale zu immer größerer Einseitigkeit entwickelt. — Häufig unterbleibt auch die Bildung von Radialstacheln vollständig, und nur das tangentiale Dreistrahlersystem des Spumellariengerüstes wird angelegt (Fig. 105, 106). — Sehr häufig sind die Radialstacheln mit seitlichen Dörnchen und Verästelungan versehen, wie sich dies bei den Spiculis der Beloidea und Plectoidea schon in großer Verbreitung und Mannigfaltigkeit konstatieren läßt, es genügt, in bezug hierauf auf die beigegebenen Abbildungen hinzuweisen. Als besonders interessantes Beispiel möge nur noch auf die in Figur 107 wiedergegebenen Stacheln hingewiesen werden, die sich nach dem Drei- resp. Vierstrahlertypus reichlich baumförmig verästeln, ganz ähnlich den oben bereits erwähnten Spiculis von Thalassoxanthium cervicorne (Fig. 95 *a*).

Eine der Hauptaufgaben der Radialstacheln der Spumellarien besteht darin, die Erweiterung des Gerüstes zu vermitteln. — Bei vielen Arten wird das Gerüst allerdings gleich in seiner definitiven Größe angelegt, sie lassen es bei der Bildung einer Kugelschale bewenden (Fig. 104, 105, 106). Anders ist es jedoch, wenn die Schalenbildung sehr frühzeitig stattfindet, noch lange bevor der Weichkörper sein Wachstum abgeschlossen hat. Der letztere wächst dann nach der Bildung der ersten Schale weiter, und an diese tritt nun die Aufgabe heran, sich diesem Wachstum anzupassen, resp. ihm zu folgen. Diesem Bedürfnisse treten jedoch einige in der Beschaffenheit des Gerüstes begründete Schwierigkeiten in den Weg. Das tangentiale Dreistrahlersystem der Kugelschale bildet ein festes, in sich abgeschlossenes Ganze, mit dem der kontinuierlich weiterwachsende Weichkörper in Kollision geraten muß. Ihm wird die früher gebildete Schale mit der Zeit zu eng, sie hindert ihn an der Ausdehnung. Wegen der festen mechanischen sowohl wie chemischen Beschaffenheit der Kieselsubstanz ist aber weder ein nachträgliches Wachstum möglich, was ja nur auf Dehnung oder intussusceptionellem Wachstum beruhen könnte, noch eine Auflösung der einmal abgeschiedenen Kieselschale. Dem Rhizopoden bleibt daher nichts weiter übrig,

als sich durch die einzelnen Poren der Schale hindurchzudrängen; hat auch die Centralkapsel die Innenwand der Schale erreicht, so vollzieht sich der oben geschilderte Durchwachsungsprozeß (vergl. S. 269 u. Fig. 45, 46), und so kommt es, daß die erstgebildete Kugelschale allmählich mehr und mehr ins Innere des Weichkörpers zu liegen kommt. Hierdurch ist sie aber auch als äußeres Stütz- und Schutzgebilde bedeutungslos geworden, und es macht sich das Bedürfnis einer neuen, der nunmehrigen Größe des Weichkörpers entsprechenden Schale geltend. Die Radialstacheln können mit ihrem freien Ende dem Wachstum des Weichkörpers Schritt für Schritt folgen, und zwischen ihnen findet daher auch die Bildung eines neuen tangentialen Dreistrahlersystems statt, sie vermitteln den Zusammenhang der neuen mit der alten Schale und somit die Kontinuität des ganzen Gerüstes. Aus dem Umstande, daß man höchst selten, fast nie, unvollendeten Kugelschalen begegnet, kann man mit Recht schließen, daß die Schalenanlage sehr schnell vor sich geht (Loricationsmoment Haeckel's). Mit einigen Fällen, welche eine Schale in der Entstehung begriffen zeigen, macht uns jedoch Haeckel in seinen Challenger-Radiolarien bekannt (Fig. 108). Auf dieselbe Weise können successive eine ganze Reihe von Schalen gebildet werden, die dann wie die bekannten chinesischen, aus Elfenbein geschnitzten Hohlkugeln, ineinander eingeschachtelt sind (Fig. 46, 103, 107, 109). In dem Grade der Beteiligung der Radialstacheln am Wachstum des Gerüstes ist ein weiterer Gesichtspunkt für die Unterscheidung von Haupt- und Nebenstacheln gewonnen; während die ersteren das konzentrische Wachstum des Gerüstes von Anfang bis zu Ende fortführen, das konzentrische Schalensystem von der innersten Schale bis nach außen in gerader Linie radial durchsetzen, erstrecken sich die Nebenstacheln nur durch einen oder wenige Schalenintervalle oder sitzen ausschließlich der äußersten Schale auf (Fig. 103, 107).

Eine Kugelschale mit Radialstacheln oder die durch Wachstum bedingte Fortführung derselben, ein System konzentrischer Kugelschalen, die durch Radialstacheln untereinander verbunden sind, ist der Grundtypus des Spumellariengerüstes. Sein Bau und seine Entwickelung ist, wie wir sahen, äußerst klar und durchsichtig. Der ganzen Formenmenge der an Formen so überaus reichen Radiolarienabteilung der Spumellarien liegt dieser Bauplan zu Grunde, alle noch so abweichenden und differenzierten Spumellariengerüste sind auf ihn zurückführbar und als durch verschiedene

Differenzierungsvorgänge und deren Kombinationen bedingte Modifikationen desselben zu betrachten. So kann die Dictyose der Schalen verschieden sein, wie wir bereits oben sahen und später noch näher kennen lernen werden: die Poren sind bald regelmäßig, bald unregelmäßig polygonal, ausgerundet oder ausgerundet und von polygonalen Leisten umgeben; bei mehrschaligen Gerüsten können die einzelnen Schalen verschiedene Arten der Dictyose besitzen (Fig. 109). Ein anderes Differenzierungsmoment liegt in der oben schon erwähnten Differenzierung der Radialstacheln und deren Anordnung nach bestimmten promorphologischen Achsen, oder dem gänzlichen Schwund derselben. Geht die promorphologische Differenzierung noch weiter, so erstreckt sie sich auf die Form der Schale selbst: dieselbe wird bald in der Richtung einer Hauptachse abgeplattet (Discoideen), bald verlängert (Prunoideen), bald kommt durch die Kombination dieser beiden Formen eine sogenannte lentelliptische Grundform zustande, an welcher drei aufeinander senkrecht stehende Achsen von ungleicher Länge unterscheidbar sind (Larcoideen). Häufig geht dieser promorphologische Differenzierungsprozeß noch weiter, indem keine ganzen Kugelschalen mehr gebildet werden, sondern nur die Teile derselben, welche in der Richtung des verstärkten Wachstums liegen, so bei den Prunoideen polare Kuppelaufsätze, bei den Discoideen äquatoreale Ringe. Bei vielen Discoideen wird die Grundform noch komplizierter, indem sich aus der Scheibe Arme herausdifferenzieren, die entweder radiär oder bilateral-symmetrisch gestellt sind. Zuweilen sind die Systeme konzentrischer Schalen eigenartig umgewandelt (spiralige Entwickelung, Larnacillaform bei Discoideen und Larcoideen), oder es verleiht eine Pylomöffnung dem Skelett ein charakteristisches Gepräge[1]). Endlich können alle tektonischen Verhältnisse des Gerüstes durch eine spongiöse Degeneration verwischt werden, es ist aber auch sehr leicht möglich, daß ein schwammiges Gerüstwerk hie und da primäre Wertigkeit besitzt, etwa indem es direkt aus einem Beloideenzustand, ähnlich dem oben erwähnten Thalassoxanthium cervicorne (Fig. 95), durch Verwachsung reich verästelter Spicula hervorging. — Die Differen-

1) Eine erschöpfende vergleichende Behandlung der in vieler Hinsicht interessanten und für die Morphologie der Rhizopoden (Thalamophoren- und Radiolarien)-schalen wichtigen Pylombildungen habe ich im ersten Hefte meiner Radiolarienstudien („Die Pylombildungen in vergleichend-anatomischer und entwickelungsgeschichtlicher Beziehung" etc., Jena, G. Fischer, 1889 u. diese Zeitschr. Bd. XXIII.) gegeben.

zierungsvorgänge des Spumellariengerüstes an sich werden an Zahl nicht allzu groß sein, aber es ist leicht begreiflich, wie durch ihre wechselseitige Kombination aus dem Grundbauplan des Spumellariengerüstes der ungeheure Formenreichtum der Abteilung hervorgehen konnte. Wir können uns hier jedoch nicht weiter auf die speziellen Gestaltungs- und Umgestaltungsvorgänge einlassen [1]), für uns handelt es sich hier nur darum, aus dem Gewirre der zahllosen Formen den grundlegenden Bauplan zu eruieren. Für die Spumellarien glauben wir dies im Vorstehenden gethan zu haben, und so wollen wir uns nun zu den Nassellarien wenden.

Wir hatten oben die Plectoidea als Stammgruppe der Nasselarien bezeichnet und gesagt, daß sie aus den Beloidea hervorgegangen sei durch die Annahme einer monaxonen Grundform und die hiermit in Zusammenhang stehende Reduktion der Spicula bis auf die Einzahl. Wie wir uns die Ausbildung eines einzigen großen Spiculums als Korrelationserscheinung der monaxonen Differenzierung zu denken haben, ist leicht zu verstehen: Bei den homaxonen Beloidea und auch den mehr oder weniger unregelmäßigen Qualstern der kolonialen Beloideen ist kein Pol des Zellkörpers vor dem andern besonders ausgezeichnet, alle Lokalitäten der Oberfläche sind einander gleichwertig, und diese Gleichwertigkeit giebt sich auch in der Ausbildung und Anordnung der Gerüstelemente zu erkennen: die Spicula sind ziemlich gleich groß und gleichmäßig über den ganzen Weichkörper verteilt. Inter-

---

1) Es war mir vergönnt, in tertiärem Tripel von Sizilien außer einigen kleineren zusammenhängenden Formkomplexen einen ausgedehnten kontinuierlichen paläontologischen Stammbaum von Discoideen nachzuweisen, der in 4 Hauptästen etwa 20 Formen durch lückenlose Serien miteinander verknüpft. In diesen Formenreihen konnte ich eine ganze Anzahl von Differenzierungen und Umwandlungen des Spumellariengerüstes (die Entstehung des spiraligen Baues, die Pylombildung, die Bildung eines hyalinen Randsaumes, die Differenzierung von Armen aus der Discoideenscheibe, Entstehung und Wesen des Larcoideenstruktur, die spongiöse Degeneration) in ihrem ganzen Verlaufe und in allen ihren Einzelheiten verfolgen. Diese Beobachtungsresultate haben im zweiten Hefte meiner Radiolarienstudien („Die Tripoli von Caltanisetta", Jena, G. Fischer, 1890 u. diese Zeitschr. Bd. XXIV.) ausführliche Beschreibung und genaue bildliche Darstellung gefunden, worauf ich bei dieser Gelegenheit verwiesen haben möchte.

essant ist die Beobachtung KARL BRANDT's [1]), nach welcher sich in Sphaerozoumkolonieen zuweilen ein abnorm großes vierstrahliges Spiculum findet (Fig. 96, 97), ein Befund, welcher uns einen schätzenswerten Fingerzeig für das Verständnis des Überganges des Beloideengerüstes zum Plectoideenspiculum giebt. Wenn, wie aus diesen Befunden BRANDT's hervorgeht, auch bei Beloideen zuweilen ein Spiculum die übrigen Spicula an Stärke der Ausbildung überflügelt, so kann dies nur durch vorübergehende lokale Variationen im Sarkodekörper bedingt sein. Dauernd festigen und steigern kann sich hier ein solches Verhalten aber nicht, da es als untergeordnete Variation nur an dieser oder jener Stelle einmal auftritt. — Dies wird sofort anders, sobald sich der ganze Bau des Zellkörpers zu einem monaxonen umändert, wie es bei der Abzweigung der Nassellarien aus den Beloideen der Fall gewesen sein wird: Die Poren der Centralkapsel konzentrieren sich nach dem einen Pole der Hauptachse, um hier das Porenfeld oder die Porochora zu bilden (vergl. S. 273—276), die Hauptachse wird somit ungleichpolig, die Gleichwertigkeit der Lokalitäten des Extracapsulums hat aufgehört, indem der orale Pol der Centralkapsel nunmehr den wichtigsten Radius des Zellkörpers kennzeichnet. Auch ein hier liegendes Spiculum wird sich bald als Stütze der Centralkapsel mächtig entwickeln und durch weite Aussendung seiner Strahlen den ganzen Rhizopodenkörper beherrschen. Hand in Hand hiermit geht die Rückbildung der übrigen Spicula und die endgültige Vollendung des Plectoideencharakters.

Wir finden bei den Plectoideen dieselben Spiculumformen wieder, wie bei den Beloideen, deshalb konnten wir auch oben die Morphologie der Spicula beider Gruppen gemeinsam behandeln. So dient bei manchen Formen der Dreistrahler als Stütze der Centralkapsel (Fig. 100), bei anderen bildet der Doppelvierstrahler das Gerüst (Fig. 101), und sehr häufig findet man den typischen Vierstrahler vertreten (Fig. 99); zuweilen erfährt auch die Zahl der Stacheln eine sekundäre Vermehrung über die typischen 4 Strahlen des Vierstrahlers hinaus. Unter 3 sinkt aber die Strahlenzahl des Plectoideenspiculums nicht herab, und nie kommt es wie bei den Beloideen zur Bildung von Stabnadeln. Dies hat wohl darin seinen Grund, daß Stabnadeln zu einer losen Nadelhülle, wie sie bei den Beloideen vorkommt, wohl verwendbar sind, nicht aber

1) KARL BRANDT, Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoen) des Golfes von Neapel, Berlin, 1885.

zur einzigen Stütze der Centralkapsel der Plectoideen taugen, wozu mindestens ein Dreifuß nötig ist. Außer dieser teleologischen Deutung ist aber vielleicht auch eine direkt mechanische Erklärung möglich. Bei den dicht gedrängten Spiculis der Beloidea ist es wahrscheinlich, daß zwischen den Spiculis eine allgemeine Konkurrenz besteht. Jedes Spiculum entspricht einem Attraktionscentrum der Kieselsubstanz, und bei dichter Stellung verhindern sich die Spicula gegenseitig, sich vollständig zu Drei- oder Vierstrahlern auszugestalten, während das einzige Spiculum der Plectoidea Raum und Materialzufuhr des ganzen Rhizopodenkörpers für sich ausnutzen kann. — Die Plectoideenspicula sind meist sehr reichlich mit seitlichen Dornenausläufern versehen, was ihnen ein ebenso charakteristisches wie schönes Aussehen verleiht (siehe die Abbildungen). Zuweilen sind diese Dornen so stark entwickelt, daß sie seitlich untereinander Verbindungen eingehen. Es können so zwischen den Hauptstrahlen des Spiculums Gitterplatten zustande kommen (Fig. 110), der erste Anlauf des Nassellariengerüstes zur Bildung flächenhafter Schalenteile.

Nach unserer soeben entwickelten Auffassung leiten sich die Nassellarien von den Beloideen, also Formen ab, welche bereits Skelettelemente besitzen. Zwischen den Gerüsten der Spumellarien und Nassellarien bestände also nach dieser Darstellung genetische Kontinuität. Dagegen spricht HAECKEL als Stammformen der Nassellarien seine skelettlosen Nassoideen an, die er der Actissa der Spumellarien als Pendant zur Seite stellt. Aus den Nassoideen hätten sich dann erst die skelettführenden Nassellarien entwickelt. Möglicherweise liegen die Verhältnisse auch so, und hat die Skelettbildung in den beiden Stämmen der Spumellarien und Nassellarien erst nach ihrer Abzweigung von einander selbständig begonnen. Ebenso wie die Entstehung des Vierstrahlergerüstes bei Spongien, Echinodermen und Polycystinen unabhängig stattgefunden hat, kann dies auch innerhalb des Stammes der Polycystinen, bei Spumellarien und Nassellarien der Fall gewesen sein. Auf der anderen Seite scheint uns dagegen auch in bezug auf die Deutung der skelettlosen Nassoideen als ursprünglicher Formen Vorsicht geraten, und zwar, abgesehen davon, daß die wenigen zur Beobachtung gekommenen skelettlosen Formen auch Jugendformen sein können, besonders im Hinblick auf einen Punkt, der uns bei der Durchsicht der Werke HERTWIG's und HAECKEL's auffiel. Die Nassoideen sind selten, im ganzen sind nur 5 Formen, durch HERTWIG die erste und durch HAECKEL 4 weitere bekannt geworden. Wie HERTWIG berichtet [1]) und abbildet, ist nun das Porenfeld der Centralkapsel seines Cystidium inerme deutlich dreigeteilt (Fig. 111), und dieselbe Struktur der Porochora beschreibt HAECKEL von einer seiner Nassoideen, der Nassella nassiterna: „Three equal large oil-globules in the endoplasm, corre-

1) R. HERTWIG, Organismus der Radiolarien, S. 86—87.

sponding to the three lobes of the porochora"[1]). Diese Befunde eines dreistrahligen Baues rufen meiner Ansicht nach zu sehr den Verdacht der Korrelation zu einem vorhanden gewesenen, irgendwie verlustig gegangenen basalen Dreifuße, dem die Centralkapsel aufsaß (vergl. Fig. 99, 100, 110), hervor, als daß er sich mit Schweigen übergehen ließe. Daß die Centralkapsel einer Plectoidee von ihrem Spiculum, das sie ja nicht als Schale umschließt, sondern dem sie nur aufsitzt, durch mechanische Insulte losgerissen werden kann, erscheint uns sehr leicht möglich, Hertwig selbst deutet einen Befund von Claparède in dieser Weise: „Claparède hat einmal eine Plagiacantha arachnoides gefunden, deren Skelett von Sarcodenetzen überzogen war, während eine Centralkapsel fehlte; zweifellos war das Tier beim Fangen stark verstümmelt worden und handelte es sich nicht um ein normales Vorkommen"[2]).

Die Spicula der Plectoideen bilden die erste Stufe in der Entwickelung des Nassellariengerüstes, wir können dieselbe als das Stadium der Nadelgerüste bezeichnen. Das zweite Entwickelungsstadium des Nassellariengerüstes, zu dessen Betrachtung wir uns jetzt zu wenden haben, ist dadurch charakterisiert, daß auf der Grundlage des Plectoideenspiculums um die Centralkapsel ein, oder mehrere miteinander kombinierte Ringbalken entstehen und sich an der Skelettbildung beteiligen. Hierdurch erhält die auf dem Vierstrahler ruhende Centralkapsel festeren Halt und ausgiebigeren Schutz. Wir bezeichnen diese zweite Entwickelungsstufe des Nassellariengerüstes als das Stadium der Ringbalkengerüste.

Die Ringbalkengerüste schließen sich unmittelbar an die Nadelgerüste an. Der die Ringbalkengerüste charakterisierende Hauptteil ist ein Ring, der auf dem Vierstrahler in dessen Sagittalebene zur Entwickelung kommt, der sogenannte Sagittalring (Haeckel). Nächst dem Vierstrahler ist dieser Ring die wichtigste Grundlage der Nassellarienskelette.

Die Centralkapsel sitzt auf dem Dreifuße des Plectoideenvierstrahlers wie auf einem Stuhle, um sich an dem aufsteigenden Apikalstachel wie an einer Lehne anzulehnen. Bei gewissen Plectoideen erfährt nun der Vierstrahler insofern eine Modifikation, als seine Strahlen nicht mehr in einem Punkte zusammentreffen, sondern zu je zwei durch einen kurzen Querbalken verbunden werden. An dem vorderen Ende des letzteren befinden sich 2 der nach abwärts gehenden Basalstrahlen, an dem hinteren Ende der 3. Bastalstrahl und der aufwärts gerichtete Apikalstrahl. Diese

1) Haeckel, Challenger-Report, pag. 898.
2) R. Hertwig, Organismus der Radiolarien, S. 74.

Ausdehnung des Vereinigungspunktes der 4 Stacheln zu einem Querbalken geschieht augenscheinlich in unmittelbarer Anpassung an die Centralkapsel, deren Grundlage hierdurch erweitert wird. In demselben Sinne schreitet nun die Anpassung des Vierstrahlergerüstes an die Form der Centralkapsel fort. In der vorderen Verlängerung des eben erwähnten basalen Querbalkens, an dem Ausgangspunkte der beiden vorderen Basalstacheln, vergrößert sich einer der Dornen, mit denen die Gerüststäbe besetzt sind, zu einer Apophyse, die nach oben und etwas nach hinten gerichtet im Bogen emporwächst; eine andere Apophyse geht unmittelbar oberhalb der Centralkapsel von dem Apikalstachel, dessen obere Spitze jedoch noch frei emporragt, aus und nach unten und vorn gerichtet der ersteren entgegen. Diese Befunde zeigt die von HAECKEL beschriebene und abgebildete Plagiocarpa procortina (Fig. 112), eine Form, welche für das Verständnis der Skelettentwickelung der Nassellarien von ganz außerordentlichem Werte ist, da sie uns die Entwickelung des primären Sagittalringes auf Grund des Vierstrahlers vor Augen führt. Die beiden Apophysen brauchen sich nur noch weiter zu verlängern um endlich mit ihren Enden zu verschmelzen und einen geschlossenen Ring zu bilden. Es ist dann das typische Cortinarskelett (HAECKEL), der Vierstrahler mit der Differenzierung des sagittalen Ringes, welcher nach vorne die Centralkapsel umspannt, fertig, eine Form, wie sie uns in Cortina typus (Fig. 113) und noch manchen anderen Arten (Fig. 117, 119) entgegentritt.

Es möge noch darauf hingewiesen werden, daß schon einer vierstrahligen Plectoidee eine typisch e u d i p l e u r e (bilateral-symmetrische) G r u n d f o r m n o t w e n d i g eigentümlich ist, was dann noch mehr bei der soeben geschilderten Ringentwickelung hervortritt. Zwei Basalstacheln befinden sich an der vorderen oder Bauchseite, die hintere oder Rückenseite ist dagegen durch den dritten Basalstachel und den Apikalstachel, an welchen sich die Centralkapsel anlehnt, gekennzeichnet. Wir sehen hieraus, daß d i e e u d i p l e u r e G r u n d f o r m s c h o n i n d e r e r s t e n A n l a g e d e s N a s s e l l a r i e n s k e l e t t e s, i n d e n n o t w e n d i g e n B e z i e h u n g e n d e r C e n t r a l k a p s e l z u m V i e r s t r a h l e r b e g r ü n d e t i s t. Die Centralkapsel ruht auf der festen Grundlage des basalen Tripodiums; da nur ein aufwärts gerichteter Apikalstachel vorhanden ist, muß sie sich an diesen einen, der etwas lehnenartig rückwärts gebogen ist, einseitig anlehnen. Durch diese Voreinanderlagerung von zwei in der Einzahl vorhandenen un-

gleichartigen Gebilden ist bereits der Unterschied zwischen einer vorderen und hinteren (Bauch- und Rücken-) Seite gegeben, und dieser Symmetrie schließen sich dann auch mehr oder weniger die anderen Teile des Nassellarienkörpers und -skelettes an. Schon in der ersten Anlage des Nassellariengerüstes begründet, geht die eudipleure Grundform bis zu den höchststehenden vielgliedrigen Cyrtidenschalen hindurch (vergl. die Abbildungen).

Zu dem primären Sagittalring können sich noch verschiedene andere Ringbalken hinzugesellen. Es sind hier zunächst zwei Bogen zu nennen, die sich zu beiden Seiten des Sagittalringes an dessen Basis anlegen, indem sie sich von dem hinteren Basalstachel zu den beiden vorderen Basalstacheln hinüberspannen (Fig. 114). In diesen Balken gewinnt die Centralkapsel eine weitere basale und zum Teil auch laterale Stütze. — Bei anderen Formen bemerkt man einen weiteren Ring, welcher senkrecht steht und den primären Sagittalring umspannt, und zwar so, daß seine Ebene mit der des letzteren rechte Winkel bildet (Fig. 115). Er liegt in der Frontalebene und wurde daher von Haeckel als Frontalring bezeichnet, die Centralkapsel wird durch ihn seitlich gestützt und geschützt. — Weiterhin können endlich zu dem ersten basalen Bogenpaare noch andere hinzukommen, so pflegt sich besonders zwischen den vorderen Basalstacheln und dem Sagittalringe noch eins zu entwickeln (Fig. 116). Die durch diesen Bau der Basis des Cortinarskelettes bedingten Löcher sind von großer Konstanz, indem sie sich, wie wir sehen werden, bis auf die höchststehenden Cyrtidenschalen übertragen; daher sind sie auch nächst dem primären Vierstrahler und dem Sagittalring die morphologisch bedeutsamsten und interessantesten Gebilde des Nassellariengerüstes.

Bei den bisher betrachteten Entwickelungsformen des Ringbalkengerüststadiums legten sich die Ringbalken auf der Grundlage und als Ergänzung des primären Vierstrahlers an, dieser selbst blieb aber dabei deutlich erhalten. Von diesen Formen zweigen sich nun seitliche Reihen ab, bei denen die Ringbalken zu ausschließlicher Herrschaft gelangen, wogegen der Vierstrahler, soweit er nicht selbst an der Ringbildung beteiligt ist, rückgebildet wird. Diese Ringformen faßt Haeckel unter dem Namen der Stephoideen zusammen.

Bei einer Plectoidee, bei welcher sich ein Sagittalring an-

gelegt hat, wie bei Cortina typus (Fig. 113), können wir an dem primären Vierstrahler Teile unterscheiden, die in der Ringbildung aufgehen: der Radiationspunkt des Vierstrahlers (eventuell der sekundäre Verbindungsbalken) und ein großer Teil des Apikalstachels; und solche, die von dem Ringe frei ausstrahlen: die Spitze des Apikalstachels und die Basalstacheln. Die letzteren Teile sind es, welche bei den stephoiden Formen rückgebildet werden. Betrachten wir aus der großen Menge einige Beispiele. — Bei Figur 117 sind Ring, Apikalstachel und Basalstacheln noch nebeneinander erhalten, der Ring besitzt aber bereits große Selbständigkeit, er imponiert als Hauptteil des Gerüstes, während die 4 Stacheln den Eindruck von nebensächlichen Anhängen machen und nicht mehr als Teile eines einheitlichen Vierstrahlers erscheinen, an dem umgekehrt der Ring auf den ersten Blick als sekundäre Zuthat zu erkennen ist, wie bei den Gerüsten, die die ursprünglichen Verhältnisse bewahrt haben (Fig. 113—116). Das Verhältnis zwischen Vierstrahler und Ring hat sich umgekehrt, der Weg zur ausschließlichen Herrschaft des Ringes, zur stephoiden Entwickelung ist angebahnt. Denken wir uns an unserem Beispiel die Stacheln des Vierstrahlers rückgebildet, so ist der Prozeß vollendet, als Endprodukt desselben haben wir einen einfachen ovalen Ring, etwa wie ihn uns die in Figur 118 wiedergegebene Form vor Augen führt. — Das Gerüst von Figur 119 steht in bezug auf seine Bauart auf der Entwickelungshöhe der Form von Figur 114; an dem deutlich erkennbaren Vierstrahler ist außer einem Sagittalring noch ein Paar basaler Ringbögen ausgebildet, die 2 basale Löcher zwischen sich fassen. Das Eigenartige der in Rede stehenden Form besteht nur in einem spezifisch knorrigen Habitus. Unmittelbar an diese Form schließt sich Figur 120 an, nur sind hier die auf den Vierstrahler hindeutenden Baueigentümlichkeiten bereits zum größten Teil verwischt. Ein Apikalstachel ist von den übrigen Apophysen des Ringes nicht mehr zu unterscheiden, die beiden basalen Bögen sind in die solide basale Partie des Ringes eingeschmolzen, und auch die Basalstacheln sind wenigstens so weit in den Ring einbezogen, daß sie sich in der Stärke der Ausbildung nicht mehr von den übrigen Apophysen des Ringes unterscheiden, und nur wenn man die Form von vergleichend-anatomischem Gesichtspunkte aus betrachtet, kann man dieselben noch an ihrer Stellung herauserkennen. Sonst ist an dem Ring nur noch die primäre eudipleure Grundform gewahrt geblieben. Der Endpunkt der Entwickelungsreihe ist in

der in Figur 121 dargestellten Form verkörpert; bei ihr ist die Rückbildung sämtlicher Vierstrahlercharaktere vollendet, als deren letzter auch die eudipleure Grundform verwischt ist und sich in die eines einfachen ovalen Ringes verwandelt hat. — Bei Figur 122 sind Apikal- und Basalstacheln auch noch gut entwickelt, erscheinen aber, ebenso wie bei Figur 117, mehr als Anhänge des Ringes, wie als Teile eines einheitlichen Vierstrahlers. Die Entwickelung resp. Rückbildung dieser und ähnlicher Formen zum Ring ist leicht verständlich, sie besteht in einer Egalisierung sämtlicher Apophysen: Die 4 Stacheln des Vierstrahlers werden etwas eingezogen, hiergegen wachsen die seitlichen Dornen des Ringes zu mit den letzteren und unter sich etwa gleich mächtigen Apophysen heran, worauf sich sämtliche Seitenzweige an dem Ringe gleichmäßig verteilen, meist so, daß von derselben Stelle ein Paar nach beiden Seiten abgeht (Fig. 123, 124). Eine Weiterentwickelung des Stephoidgerüstes besteht darin, daß sich die einander gegenüberliegenden Seitenarme des Ringes paarweise gegeneinander biegen und so einen etwa cylindrischen Raum umspannen, der in der Mitte vom Ringe eingeschnürt wird (Fig. 124). Kommt es zwischen den Enden der Arme zur Verwachsung, so entstehen horizontale, den senkrechten primären Sagittalring umspannende Ringe. Dieser Fall ist in der Form der Figur 125 eingetreten, bei welcher die Verschmelzung der Arme vor noch nicht allzu langer Zeit stattgefunden haben muß, da man die Verlötungsstellen noch deutlich erkennen kann. — Endlich möge als charakteristische Stephoidee noch Trissocyclus sphaeridium (Fig. 128) erwähnt werden, bei welchem 3 einander rechtwinklig durchkreuzende kreisförmige Ringe einen inneren kugelförmigen Raum umspannen.

Der durch die verschiedenartigsten Kombinationen von Ringbalken und deren verschiedene Ausschmückung erzeugte Formenreichtum der stephoiden Formen ist ein ganz unglaublicher, die Tafeln in Haeckel's Challenger-Report geben hiervon die beste Anschauung. Ich glaube sogar, daß man nicht zu viel behauptet, wenn man sagt, daß die stephoide Entwickelung mehr differente, charakteristische und eigenartige Gerüstformen zeitigt, als sich bei irgend einer der übrigen Radiolarienabteilungen vereinigt finden. Zugleich muß aber darauf hingewiesen werden, daß die Stephoideen Haeckel's nichts weniger wie eine natürliche, monophyletische Gruppe sind, und wenn man die Begriffe „Abteilung“, „Gruppe“, „Verwandtschaft“ etc. bei den Radiolarien und Rhizopoden überhaupt mit großem Vorbehalt ge-

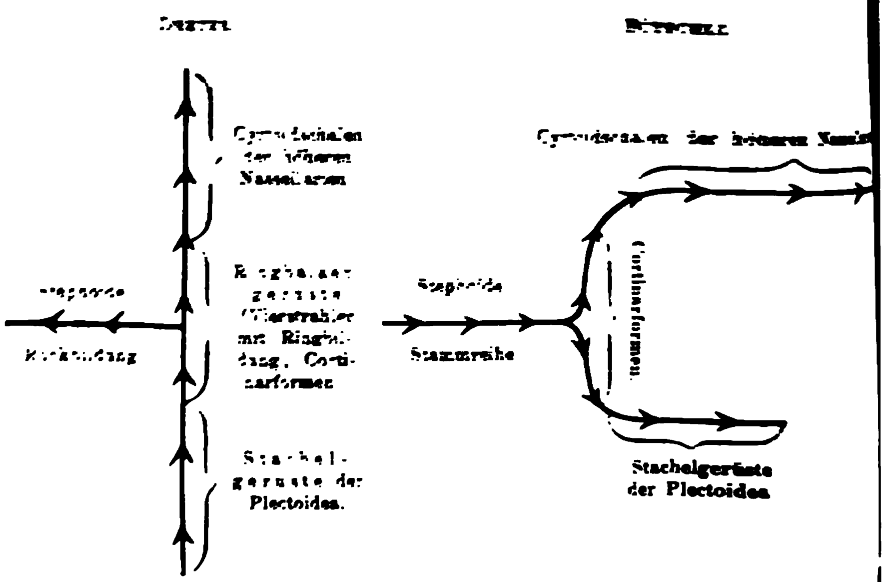
brauchen muß, so ist dies ganz besonders hier in Betracht zu ziehen. Ich habe daher im Vorstehenden auch lieber meist von stephoider Entwickelung und stephoiden Formen als von Stephoideen geredet. Die stephoiden Formen setzen sich sicher aus Geschlechtern von gänzlich selbständigem Ursprung zusammen, die sich von verschiedenen, dem Hauptstamme der Nassellarien angehörigen Formen mit Cortinarskelett, seitlich abgezweigt haben. Die Formverwandtschaft der stephoiden Formen beruht nur einmal darauf, daß ihre Stamm- und Ausgangsformen selbst nahe miteinander verwandt sind, und ist zweitens in der gemeinsamen Entwickelungstendenz begründet. Die stephoide Entwickelung besteht, wo sie auch auftritt, in einer Verwischung der ursprünglichen monaxon-eudipleuren Grundform, was sich in einer Verwischung der primären Vierstrahlercharaktere und einer ausschließlichen Herrschaft des Ringbalkenbaues äußert.

Anhangsweise mögen hier noch die Anschauungen früherer Autoren über die phylogenetischen Beziehungen der Nassellariengerüste erwähnt werden.

In erster Linie verdient hier Bütschli[1]) genannt zu werden. Er war der Erste, welcher sich energisch und auf Grund eingehender Studien, besonders an Barbadosmaterial, um die Eruierung der verwandtschaftlichen Beziehungen unter den Nassellarien bemühte. Derselbe kam in bezug auf die Ringformen zu einer unseren obigen Ausführungen gerade entgegengesetzten Ansicht. Während wir die stephoide Entwickelung als einen von den typischen und primären Formen des Hauptstammes wegführenden Abweg dargestellt haben, der sich durch Rückbildung der primären Vierstrahlercharaktere und einseitige Entwickelung der Ringbalken charakterisiert, faßt Bütschli die Sache gerade umgekehrt auf und spricht das Endprodukt der stephoiden Entwickelung, den amphitekten Ring, als ursprüngliche Stammform der Nassellarienskelette an. Die Entwickelungsetappen der stephoiden Rückbildungsreihe waren bei uns folgende: Vierstrahler mit Ringbalkenanlage (Cortinarskelett, Haeckel), eudipleurer Ring, amphitekter Ring; Bütschli zählt dagegen: amphitekter Ring, eudipleurer Ring, Entwickelung von Vierstrahlercharakteren (basale Löcher und Stacheln) am Ring; konsequenterweise sieht er sich so natürlich auch genötigt, wenngleich, wie es scheint, mit einigem Widerstreben, die Plectoidskelette (Plagiacanthiden nach damaliger Benennung) durch

1) Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der Radiolarienskelette, insbesondere der der Cyrtida. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXVI, S. 485—540, Taf. XXXI—XXXIII. — Außerdem auch die Darstellung des Gegenstandes in den Protozoen von Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

[illegible] gegenüberstellen.




Ich glaube nicht, daß es nötig ist, hier eine ausführliche Erörterung des Für und Wider der Theorie Bütschli's zu geben. Ich hoffe, daß meine Behandlung des Problems für sich selbst genug spricht. Übrigens weicht Bütschli's Auffassung gar nicht so sehr von der unsrigen ab, wie man auf den ersten Blick meinen könnte. Der Sagittalring ist auch bei uns ein sehr ursprünglicher Bestandteil des Nassellariengerüstes, nach dem Vierstrahler der ursprünglichste; Bütschli begeht also nur den Fehler, den letzteren nicht richtig zu würdigen, und dies ist leicht verständlich und ihm in keiner Weise zum Vorwurf zu machen, da damals, als er seine Nassellarienphylogenie aufstellte, die Plectoideen erst sehr schlecht und die wichtigen überleitenden Cortinargerüste noch gar nicht bekannt waren, erst durch Haeckel's Veröffentlichung der Challengerradiolarien wurden wir mit diesen wichtigen Formen bekannt gemacht. Bütschli's Deduktionen sind also nur in bezug auf den Anfangsteil des Stammes und die stephoide Entwickelung falsch, von da an, wo in unserem Schema die stephoide Rückbildung vom Hauptstamme abgeht, aufwärts stimmen sie mit unserer Auffassung in den Hauptpunkten überein. Wenn wir diesen Punkt genauer bezeichnen wollen, so ist er das Stadium, wo das Ringbalkengerüst aus Vierstrahler, sagittalem Ring und 2 basalen Bogenpaaren besteht (Fig. 116). Bütschli gebührt das Verdienst, von solchen Formen aus zum ersten Male und in den Grundzügen richtig die höheren Nassellariengerüste abgeleitet und die durchgehenden

Homologieen der Vierstrahlerteile, des Sagittalringes und der Basallöcher, gezeigt zu haben.

Haeckel verhält sich dem Problem der Nassellarienphylogenese gegenüber sehr reserviert. Zunächst wollen wir erwähnen, daß er sich gegen eine polyphyletische Ableitung wendet: „Polyphyletic hypotheses, deriving the different groups of Nassellaria from different skeletonless Nassellida, by development of simple siliceous skeletons in different ways. Among the numerous polyphyletic hypotheses which are possible, one of the simplest would be the supposition that three different fundamental forms of skeleton may have arisen independently one from another: (1) a simple sagittal ring as original form of the Stephoidea and Spyroidea; (2) a simple basal tripod as original form of de Plectoidea; (3) a simple latticed cephalis as original form of the Botryodea and Cyrtoidea. This triphyletic hypothesis is supported by R. Hertwig (1879, Organ. d. Radiol., pg. 136); he assumes that the original skeletonless Nassellida (Cystidium) have produced three different branches, his „Acanthodesmida" (= Stephoidea and Spyroidea) with a primary ring, his „Plagiacanthida" (= Plectoidea) with a primary tripod, and his „Cyrtida" (= Botryodea and Cyrtoidea) with a primary cephalis. This hypothesis seems rather probable on the first view; but it meets with the greatest difficulties in view of the fact that these three original elements of the skeleton are more or less evidently combined in the great majority of Nassellaria"[1]). Wir stimmen hierin mit Haeckel überein und sind durch das vorstehende Citat zugleich der Mühe überhoben, auf Hertwig's Auffassung noch näher eingehen zu müssen. Der Umstand, daß die verschiedenen Nassellariencharaktere, die man zum Ausgangspunkt selbständiger Stämme machen könnte, meist kombiniert auftreten, genügt, um eine polyphyletische Ableitung auszuschließen. — Von monophyletischen Hypothesen stellt Haeckel 3 zur Auswahl:

„1[2]). Monophyletic hypothesis, deriving all Nassellaria from a latticed cephalis, a simple ovate or subspherical fenestrated shell without ring and tripod (Cyrtocalpis, Archicapsa, etc.). This hypothesis was given in 1862 in my Monograph, where I constructed the first pedigree of Radiolaria (p. 234). I there derived all the Cyrtida from the Sphaeroidea (Cyrtidosphaera), supposing that Cyrtocalpis and some other Monocyrtida may form a direct phylogenetical passage from the Sphaeroidea to the Cyrtoidea.

2. Monophyletic hypothesis, deriving all Nassellaria from a simple sagittal ring (Archicircus, Lithocircus, etc.). This hypothesis was stated by me in the years 1877 to 1879, when I had got the

---

1) Challenger-Report, pag. 894. (Den letzten Passus habe ich gesperrt drucken lassen.)

2) Challenger-Report, pag. 893—894. — Die Reihenfolge der Numerierung der 3 Hypothesen habe ich in dem Citat geändert und der historischen Reihenfolge angepaßt. Unser 1., 2., 3. entspricht dem 3., 1., 2. des Report.

first general survey of the astonishing number of new Nassellaria in the Challenger collection, and as I had found the sagittal ring in the majority of them. This, my former hypothesis, is mentioned by Richard Hertwig (1879, Organ. d. Radiol., pp. 68, 126). It was afterwards supported with particular energy by O. Bütschli (1882, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVI).

3. Monophyletic hypothesis, deriving all Nassellaria from a basal tripod (Triplagia, Plagoniscus, etc.). This hypothesis was employed in 1881 in my Prodromus, since I had convinced myself that the „triradial structure" is prevalent in the great majority of Nassellaria, and is perhaps more important than the sagittal ring."

Die Ausgangsformen, welche Haeckel für die 3 möglichen monophyletischen Ableitungen der Nassellarien aufstellt: Gitterschale, Ring und Dreistrahler, entsprechen etwa, wie wir sehen, den von uns unterschiedenen 3 Entwickelungsetappen des Nassellariengerüstes: Cyrtoidschale, Ringbalkengerüst, Stachelgerüst. Das Interessanteste liegt aber in dem Umstand, daß Haeckel den 3 phylogenetischen Hypothesen nicht als Unbeteiligter gegenübersteht, sondern daß er sie selbst geschaffen und der Reihe nach durchlebt hat. Die 3 Theorien bezeichnen ebensoviel Entwickelungsetappen in dem Verlaufe seiner Radiolarienstudien, und aus der Reihenfolge, in der er sie vertreten hat, geht sehr schön hervor, wie sich sein Einblick in die Morphologie der Nassellarien immer mehr vertiefte und der Wahrheit Schritt für Schritt näherte. Haeckel verkörpert in sich die ganze bisherige historische Entwickelung der Nassellarienmorphologie. Zuerst (1862) verglich er ganz oberflächlich die Cyrtoidschale mit der Sphäroideenschale. Dann, als er die Schätze der Challengersammlung durchmustert hatte (1877—79), vertiefte er seine morphologischen Anschauungen sehr wesentlich, es gelang ihm, den Stammbaum ein großes Stück weiter nach seiner Wurzel hin zu verfolgen, indem er die ursprüngliche Bedeutung des primären Sagittalringes richtig erkannte. Es ist dies dieselbe Stufe, auf der Bütschli zur Zeit seiner erwähnten Arbeit stand (1882). Endlich, seit dem seiner Zeit gemachten vorläufigen Abschluß seiner Challengerstudien (1881), neigt Haeckel einer Ansicht zu, welche unserer Vierstrahlertheorie sehr nahe kommt; er erklärt die Plectoideen für die ursprünglichsten skelettführenden Nassellarien und den Dreistrahler resp. das basale Tripodium für die ursprünglichste phylogenetische Grundlage aller Nassellarienskelette. Dieser Ansicht verleiht er auch in dem Stammbaum des Challenger-Report's Ausdruck. Gleichwohl verhält sich dann Haeckel doch sehr zurückhaltend, er stellt noch im Challenger-Report alle 3 monophyletischen Hypothesen nebeneinander als möglich und verfechtbar hin, überläßt gleichsam dem Leser die Auswahl und hält seine letzte Ansicht nur für die, welche am meisten Wahrscheinlichkeit für sich hat. Es kommt einem dies zunächst unwillkürlich etwas befremdend vor, da man doch sonst gewohnt ist, Haeckel mit voller Energie für eine ihm plausibel erscheinende phylogenetische Hypothese eintreten zu sehen, es erklärt sich aber leicht, wenn wir bedenken, daß Haeckel infolge jahrzehntelanger Studien

zum ersten Kenner unserer Rhizopoden geworden ist; tiefgehende Kenntnis macht um so vorsichtiger.

Wir wollen nun mit unserer Behandlung des Gegenstandes die Entwickelung unserer Kenntnis von da an weiter fortsetzen, wo HAECKEL zuletzt stehen geblieben ist und, wie wir hoffen, in den Grundzügen wenigstens zum definitiven Abschluß bringen. Indem wir den Vierstrahler als morphologische Grundlage nicht nur der Nassellarien-, sondern auch der Spumellariengerüste nachweisen, haben wir einen einheitlichen Gesichtspunkt gewonnen, von dem aus wir die Gerüstbildung beider großen Radiolarienabteilungen klar durchschauen können. Hierdurch ist unser morphologisches Verständnis um einen nennenswerten Schritt gefördert und vertieft, unser Kausalitätsbedürfnis aber noch nicht befriedigt. Wir hatten gesehen, daß der Vierstrahler außer bei den Polycystinen auch bei Spongien und Echinodermen das morphologische Grundelement der Skelettbildung ist, und wir müssen hieraus schließen, daß seine Bildung nicht von der vitalen Thätigkeit eines spezifisch organisierten Protoplasmas bedingt sein kann, sondern daß er das Produkt ist von allgemein gültigen elementaren Bildungsfaktoren. Soll unser Erkenntnisdrang befriedigt werden, so müssen diese und ihre Gesetze aufgedeckt und der Vierstrahler mechanisch erklärt werden und dies ist uns, wie wir glauben, gelungen. Wir können so nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ über unsere Vorgänger hinausgehen, indem wir von der morphologischen Vergleichung zur mechanischen Erklärung fortschreiten. Wir haben die morphologisch-vergleichende Forschung unseres Gegenstandes abgeschlossen und den letzten Stein auf das Gebäude gesetzt, welches unsere Vorgänger durch lange induktive Arbeit Schritt für Schritt seiner Vollendung näher geführt hatten, wir erweisen uns ihnen gegenüber dadurch dankbar, daß wir die Richtigkeit des durch ihre Thätigkeit angebahnten Resultates mechanisch beweisen. Durch induktive vergleichend-morphologische Forschung waren wir zu dem Resultate gelangt, daß der Vierstrahler die morphologische Grundlage unserer Gerüstbildungen ist, durch die Erkenntnis seiner mechanischen Bildungsursache können wir deduktiv beweisen, warum er es sein muß: die aetiologisch-mechanische Probe auf das morphologische Exempel.

Wir fassen, am Ende der Betrachtung der zweiten Entwickelungsetappe des Nassellariengerüstes angelangt, das Charakteristische der Ringbalkengerüste noch einmal kurz zusammen. — Das Ringbalkengerüst ist die Fortführung des Nadelgerüstes, es legt sich auf der Grundlage des primären Vierstrahlers an. Diese erste Grundlage des Nassellariengerüstes, der Vierstrahler, war, wie wir nachher sehen werden, durch mechanische Bildungsfaktoren erzeugt, der Organismus spielte nur eine untergeordnete Rolle dabei. Nicht vom Organismus geformt, entspricht der Vierstrahler

auch nur unvollkommen den Organisationsverhältnissen und somit auch Bedürfnissen desselben; vier starre Nadeln, die in einem Punkte zusammentreffen, gewähren der abgerundeten Centralkapsel weder feste Stütze und Halt, noch genügenden Schutz. Der organische Weichkörper hat dem starren Nadelgerüst gegenüber eine sehr unbequeme Position, und doch muß er sich mit demselben auseinandersetzen. Im ersten Stadium wird durch anorganische Faktoren die Grundlage des Skelettes in dem Nadelgerüst gelegt, das Charakteristische des zweiten Entwickelungsstadiums, des Ringbalkengerüstes, besteht darin, daß der Organismus diese Grundlage seinen Organisationsverhältnissen, speziell der Centralkapsel entsprechend umgestaltet. Die gemeinsame Tendenz aller Ringbalkenbauten besteht darin, der Centralkapsel ein zweckentsprechendes, ihrer Gestalt konformes Gehäuse herzustellen (vergl. die Abbildungen). In der ersten Entwickelungsetappe des Gerüstes überwiegen anorganische, in der zweiten organische Bildungsfaktoren. Der Hauptstamm des Nassellarienstammbaumes ist da, wo er das Ringbalkenstadium passiert, in den Cortinarformen verkörpert, bei denen sich Vierstrahler- und Ringcharaktere die Wage halten, zu der Hauptmasse der höheren Nassellarien, den Cyrtoideen werden beide durch Vererbung mit hinübergenommen und verleihen ihr ihr charakteristisches Gepräge, während in den von dem Hauptstamm abgehenden stephoiden Seitenzweigen die Produkte der anorganischen Gestaltungsfaktoren von denen der organischen Verhältnisse unterdrückt, die Vierstrahlercharaktere durch die Ringcharaktere verdrängt werden.

Die beiden ersten Entwickelungsetappen sind immer noch unvollkommen insofern, als in ihnen noch keine kontinuierlichen Schalen, wie wir sie bei den Spumellarien kennen lernten, erzeugt werden. Die Nadel- sowohl wie die Ringbalkengerüste sind nach allen Seiten hin offene Balkengerüste, die noch des einheitlichen Abschlusses nach außen entbehren. Sie sind vergleichbar dem Gerüst eines Zeltes oder einer Bude, dem der Tuchüberzug oder der Bretterverschlag noch mangelt oder dem Balkenskelett eines gerichteten Hauses, dem die Wände noch fehlen. Die Schalenbildung findet erst im dritten und letzten Stadium der Entwickelung des Nassellariengerüstes (von der Spiculumhülle

der Beloideen zur Kugelschale der Spumellarien ist nur ein Schritt, der Weg von dem einzigen Plectoideenspiculum zur umhüllenden Schale ist natürlich länger), dem Stadium der Cyrtoidschalen, statt, welches dadurch charakterisiert ist, daß die Balkengerüste mit einer Schalenwandung rings überkleidet werden. Ebenso wie die Ringbalken auf den Nadelgerüsten durch das Auswachsen und die mächtige Verlängerung und Verstärkung einiger Seitendornen entstehen, so bilden sich die zwischen den einzelnen Balken des Gerüstes ausgespannten Partien einer Schalenwand dadurch, daß Dörnchen der Gerüstbalken zu Bälkchen auswachsen, die durch vielfache Verästelung und Anastomosenbildung einer Gitterplatte den Ursprung geben. Diese Verästelung folgt dem Dreistrahlertypus, und es wiederholen sich bei den Cyrtoidschalen dieselben Formen der Dictyose, auf die wir schon bei den Sphäroidschalen der Spumellarien aufmerksam machten und auf die wir später bei der Darstellung der Aetiologie des Vierstrahlertypus noch näher einzugehen haben werden.

Die Schalenbildung kann bei den verschiedensten Gerüstformen stattfinden und zwar ebenso wie bei Ringbalkengerüsten auch, unter Überspringung des zweiten Entwickelungsstadiums, direkt von Nadelgerüsten aus. Wir wollen im Folgenden die verbreitetsten Fälle von Schalenbildung an einer Reihe von Beispielen kurz Revue passieren lassen.

Bei den Nadelgerüsten hatten wir schon Gelegenheit zu beobachten, daß es häufig vorkommt, daß die Dornen der Stacheln stärker wachsen, sich verästeln und durch Anastomosenbildung mit denen der benachbarten Stacheln Gitterplatten bilden, die sich in den Stachelwinkeln ausspannen (S. 317 u. Fig. 110). Durch solche radial gestellte und in den Stachelwinkeln ausgespannte Platten wird aber noch kein geschlossener Schalenraum nach außen abgegrenzt, sondern höchstens (bei Vier- und Mehrstrahlern) nach außen offene Fächer gebildet; erst durch tangentiale, die Stachelwinkel überspannende Gitter kann die erste Schalenbildung eingeleitet werden. Immerhin sind aber die erwähnten Fälle einer Dictyose bei Plectoideen als erster Anlauf zur Schalenbildung von Interesse.

Eine echte, wenn auch noch sehr primitive Schalenbildung und zwar bei einem Dreistrahler haben wir aber bereits in der Form der Figur 129. Die 3 Stacheln sind hier in angemessener Entfernung vom Centrum durch einen hexagonalen Balkenrahmen verbunden, von [illegible] 6 Ecken ebenso viele sekundäre Stacheln

ausstrahlen, zwischen welchen und zugleich auch den 3 primären Stacheln Kieselfaden ausgespannt sind, die so ein neunstrahliges Netz bilden. Das Wesentlichste an dem Gerüst, worauf es uns ankommt, ist aber ein aus feinen Kieselfäden gebildetes Netzwerk in dem inneren Balkenrahmen, welches den Radiationspunkt des Dreistrahlers überspannt und so eine echte, wenn auch nach unten noch weit offene Schalenhöhle umschließt. Das Ganze hat große Ähnlichkeit mit einem Spinngewebe; im centralen Rahmen desselben, in der Schalenhöhle zwischen apikalem Netz und basalem Dreistrahler, wird die Centralkapsel gesessen und ihre Pseudopodien auf dem peripheren Balkennetz auf Fang ausgesandt haben.

Häufiger schon sind die Fälle von Schalenbildung auf der Grundlage eines Vierstrahlers. Ein einfaches Beispiel dieser Art haben wir zunächst in Figur 130. Die Genese einer solchen Form ist leicht verständlich, wenn wir uns denken, daß die einem vierstrahligen Plectoideengerüst aufsitzende Centralkapsel (Fig. 99) von einer Gitterplatte überwachsen würde.

Die Grundlage der Schale von Figur 131 ist ebenfalls ein Vierstrahler, nur unterscheidet sich dieser Fall von dem vorhergehenden dadurch, daß die Schale dem Apikalstachel nicht einseitig angeklebt ist, sondern von demselben in der Mitte durchsetzt wird.

Am häufigsten ist ein Vierstrahler mit sagittalem Ring (Fig. 113, 122), also ein Gerüst, welches bereits in die zweite Entwickelungsstufe eingetreten ist, der Ausgang der Schalenbildung.

Ein Beispiel hierfür haben wir zunächst in Figur 132, wo nicht nur die centrale Ringpartie, sondern auch Apikal- und Basalstacheln zum größten Theil von einem Schalenmantel überzogen und so in das Schaleninnere einbezogen sind.

Ein weiteres Beispiel bietet die in Figur 133 dargestellte Form, bei welcher das ganze Ringbalkengerüst von dichtem, spongiös-schaumigem Kieselgebälk übersponnen ist.

Den meisten Schalen, besonders der höheren mehrgliedrigen Cyrtoideen, liegen Ringbalkengerüste zu Grunde, bei denen neben dem sagittalen Ring auch schon ein oder mehrere basale Bogenpaare angelegt sind. Diese basalen Bogenbalken in Verbindung mit den proximalen Teilen der Basalstacheln und der Basis des Sagittalringes rahmen, wie wir bereits sahen, eine entsprechende Anzahl von Löchern ein, welche zusammen bei der primären Nassellarienschale die basale Pylomöffnung bilden. Die

Identifizierung und Vergleichung der Löcher bei verschiedenen Formen ist durch ihr Lagerungsverhältnis zu den Stacheln des konstanten basalen Tripodiums und der Ringbasis ermöglicht. Bütschli und Haeckel haben daraufhin diesen Löchern eine große vergleichend-morphologische und phylogenetische Wichtigkeit beigelegt, sie mit besonderen Namen versehen und teilweise auch nach ihnen Formengruppen und -reihen aufgestellt, die thatsächlichen Verwandtschaftsbeziehungen entsprechen sollten. Wir müssen uns diesen Versuchen gegenüber reserviert verhalten. Es ist ja sehr wahrscheinlich, daß sich ein gleicher Bau der Pylomöffnung hie und da durch Reihen von Generationen konstant bleiben wird, auf der anderen Seite können wir aber auch als geradezu sicher ein mehrfaches selbständiges Auftreten derselben Formen, die Bildung von Parallelformen und -Reihen annehmen, und derartige parallele Reihen auseinanderzuhalten haben wir, so, viel ich sehe, keinerlei Anhaltspunkte. Hier wie überall bei unseren Rhizopodengerüsten kommen wir immer wieder zu dem Resultat, daß es ebenso wichtig wie lohnend ist, die allgemeinen Baupläne festzustellen und mechanisch zu verstehen zu suchen, wie es vergeblich und fruchtlos ist, im einzelnen nach Verwandtschaftsverhältnissen und Homologieen zu haschen. —

In Figur 134 haben wir zunächst eine Form, die deutlich als Gerüst ein Ringbalkengerüst, bestehend aus Vierstrahler, sagittalem Ring und einem basalen Bogenpaar, erkennen läßt, ähnlich dem unbeschalten Ringbalkengerüst von Figur 114 oder 119. An der Basis sind infolgedessen 2 große basale Löcher vorhanden.

Meist finden sich jedoch 3 basale Löcher, in jedem Winkel des basalen Tripodiums eins (Fig. 144). Dies kommt daher, daß die Gitterplatte sich nicht vollständig in den Winkel zwischen den beiden vorderen Basalstacheln einschmiegt, sondern ihn in einiger Entfernung vom Radiationspunkt überspannt und so auch hier ein Loch frei läßt. Es ist aber auch möglich, daß das vordere Loch von einem unpaaren vorderen Bogenbalken herrührt.

Ebenso häufig wie 3 Löchern, begegnet man auch 2 Löcherpaaren, die sich an der Zusammensetzung des Pyloms beteiligen, wir sehen dies an dem Beispiel unserer Figur 145. Solche Schalen leiten sich von Gerüsten mit 2 basalen Bogenpaaren ab (Fig. 116). Die Entstehung der beiden hier neu hinzukommenden vorderen Löcher kann man auf zweierlei Art auffassen. Entweder man nimmt an, daß sich von den beiden vorderen Basalstacheln zu dem Ring zwei weitere Bogenbalken gebildet haben, oder man

denkt sich, daß sich die vordere basale Ringpartie zur Pylomplatte herabsenkt und hier als Trennungsstab ein bereits vorher vorhandenes unpaares vorderes Loch in zwei seitliche getrennt habe. Beide Auffassungsweisen kommen jedoch im Grunde auf dasselbe hinaus, ihr Unterschied ist mehr von formaler als von realer Bedeutung. Zwischen dem vorderen Löcherpaar tritt häufig ein sekundärer 4. Basalstachel auf, wie dies auch an unserem Beispiel der Figur 145 der Fall ist. — Denselben Bau der Pylomplatte resp. des Collarseptums zeigt Figur 146, von oben gesehen, bei einer Cyrtoidee nach Entfernung der primären Schalenkammer.

Wenn eine sekundäre Vermehrung der Basalstacheln gleich vom Radiationspunkte des primären Vierstrahlers ausgeht, ist mit ihr naturgemäß auch eine entsprechende Vermehrung der Basallöcher durch Teilung verbunden. Als Beispiel hierfür möge Figur 147 dienen, bei der sich die primäre Anzahl der Basalstacheln verdoppelt hat, infolgedessen auch 6 Basallöcher ausgebildet sind (Fig. 147 *b*). —

Die Schalenbildung kann von verschiedenen Gerüstformen ausgehen, das schließliche Endresultat ist aber im Großen und Ganzen dasselbe, die primären Cyrtoidschalen stimmen in den wesentlichen Merkmalen miteinander überein. Die Grundform der Schale schließt sich, wie begreiflich, der Grundform ihrer Grundlage, des Vierstrahlers resp. Ringbalkengerüstes, eng an. Zunächst können wir an ihr eine senkrechte Hauptachse unterscheiden, deren Verlauf durch den Apikalstachel bezeichnet wird. In der Richtung derselben ist die Schale entweder langgestreckt (Fig. 130, 132—134) oder zusammengedrückt resp. durch den Sagittalring eingeschnürt (Fig. 135). Die Pole der Hauptachse sind ungleichwertig, an dem einen, den man als Apikalpol bezeichnet, tritt die Spitze des Apikalstachels aus der Schale hervor, an dem anderen, oralen Pole, befindet sich, umstellt von den Basalstacheln, das aus den Basallöchern zusammengesetzte Pylom. Endlich ist die eudipleure Grundform der ersten Gerüstanlage an den meisten Cyrtoidschalen noch an der exzentrischen Stellung des Apikalstachels kenntlich (vergl. die Abbildungen), oft besitzt auch die ganze Schale deutlich bilateral-symmetrisches Gepräge. Durch sekundäre Verwischung kann die eudipleure Grundform zu einer amphitekten (Fig. 135) oder radiären (Fig. 140) oder, unter Aufhebung jeder Kreuzachsendifferenzierung, zu einer rein monaxon-heteropolen Grundform vereinfacht werden (Fig. 141, 142).

Bei vielen Nassellarien ist die Ausbildung des Gerüstes mit der Bildung der einen primären Schalenkammer abgeschlossen, die Mehrzahl der höheren Formen besitzt jedoch ein sekundäres Wachstum der Schale. Dasselbe ist, durch den Bau des primären Gerüstes bedingt, ein terminales, und zwar werden durch Vermittelung der Basalstacheln vor dem Pylom in der Richtung der Hauptachse neue Kammern angebaut. Schon bei den einschaligen Formen kann man hie und da beobachten, wie sich zwischen den Basalstacheln Kieselgewebe ansetzt (Fig. 129, 131, 135), und dies ist schon ein Zeichen dafür, daß dem Weichkörper die eine Schale zu eng gewesen ist: die Gitterbildung zwischen den Basalstacheln wird von aus dem Pylom herausgequollener Sarkode herrühren. Bei stärker ausgeprägtem Wachstum werden diese Anfänge gesteigert; die Basalstacheln wachsen kontinuierlich weiter fort, und zwischen ihnen setzt sich eine Kammer nach der anderen an, wie die aneinandergereihten Kammern der Thalamophorenschalen (Fig. 136—138).

Bei den einkammerigen Schalen sind Weichkörper und Schale einander vollständig konform und harmonieren miteinander: die Centralkapsel ruht auf den das Pylom überspannenden Gerüststäben und wird nach oben von der Schale überwölbt (Fig. 143). Wo ein sekundäres Schalenwachstum stattfindet, ist dieser primäre Zustand jedoch nur im Anfang der Entwickelung realisiert, bei deren weiterem Fortgange eine Kollision der Centralkapsel mit dem Gerüste eintreten muß. Die die primäre Kammer von den sekundären Schalenräumen trennenden Gerüststäbe des Collarseptums (Fig. 146) stellen sich dem Wachstum der Centralkapsel hinderlich in den Weg und nötigen dieselbe, sich in Form von Bruchsäcken zwischen ihnen hindurchzudrängen. Die Zahl der in die sekundären Schalenräume hinabhängenden Bruchsäcke dürfte wohl der Zahl der Basallöcher der primären Pylomplatte entsprechen (Fig. 136). Hier sei auf diese Verhältnisse nur noch des Zusammenhangs wegen einmal kurz hingewiesen, da wir sie bereits früher bei der Betrachtung der Centralkapsel beleuchtet haben (vergl. S. 271—272).

Daß die primäre Kammer den sekundären nicht unmittelbar gleichzusetzen ist, wurde schon von den früheren Autoren richtig erkannt und betont. Die erste primäre Kammer, von Haeckel Cephalis oder Köpfchen genannt, beherbergt in sich das phylogenetisch wichtige primäre Balkengerüst und ist, wie wir sahen, durch die basalen Teile desselben, die Radiationspartie des Vier-

strahlers, von den folgenden Kammern geschieden (Fig. 146). Von hier gehen auch die in der Wand der sekundären Kammerreihe hinablaufenden Basalstacheln aus (Fig. 136).

Je stärker die sekundären Schalenteile entwickelt sind, desto mehr pflegt die primäre Kammer oder das Köpfchen nicht nur relativ, sondern auch absolut an Größe zurückzutreten; ihre Anlage findet eben dann auf immer früheren Entwickelungsstadien statt, wo der Weichkörper noch sehr klein ist (vergl. Fig. 136—138). Diese Reduktion des Köpfchens führt hie und da auch zu dessen gänzlichem Schwunde, besonders bei Formen, bei denen eine einzige und zwar die zweite Kammer zur ausschließlichen Herrschaft gelangt. In der in Figur 141 *a—c* wiedergegebenen Form finden wir einen solchen Fall sehr schön vertreten: an der Spitze der monothalamen Schale ist die Cephalis nur noch als minimales Rudiment vorhanden, welches zwar noch eine kleine Höhlung und einen Dreistrahlerabschluß nach unten besitzt, dem aber die Centralkapsel bereits mit keinem Teile mehr angehört. Von hier ist dann nur noch ein kleiner Schritt zu den monothalamen Formen, bei denen die Cephalis gänzlich geschwunden ist (Fig. 142), und bei denen man sich vor einer Verwechselung mit primär einkammerigen Formen zu hüten hat[1]).

Bei mehrkammerigen Cyrtoideen erweitern sich meist die Kammern successive nach unten hin, so daß die ganze Kammerreihe die Gestalt eines schlankeren oder breiteren Kegels erhält, dessen Spitze das Köpfchen mit seinem Apikalstachel und dessen Grundfläche die Pylomöffnung der letzten Kammer bildet. (Vergl. die Abbildungen.) Diese auf anhaltender Steigerung des Wachstums beruhenden Verhältnisse sind vollständig denen analog, die wir bei den Thalamophorenschalen bereits kennen lernten (vergl. S. 235). — Auch bei den Cyrtoidschalen begegnen wir Formen, denen man es ansieht, daß ihre Entwickelung und ihr Wachstum seinen Abschluß erreicht hat und die wir auch hier als geschlossene Formen bezeichnen können. Entweder erstirbt die Wachstumsenergie allmählich, und die letzten Kammern der Reihe werden immer kleiner, bis sich eventuell die letzte schließt. Solche Formen haben dann die Gestalt eines Doppelkegels, etwa in der Mitte liegt ihr Dickenmaximum, und nach beiden Enden hin spitzen sie sich zu.

1) Über die Konvergenz solcher Formen mit pylomatischen Spumellarien (Sphaeropyliden) und deren Unterscheidungsmöglichkeit vergl. Radiolarienstudien, Heft I: Die Pylombildungen, Jena, G. Fischer, 1889, S. 122—124.

Oder der Abschluß kann auch innerhalb des Gebietes einer Kammer stattfinden; geschieht dies allmählicher, so zieht sich das Pylom der letzten Kammer in eine lange Röhre aus, und von hier finden sich alle Übergänge bis zu einem plötzlichen und unvermittelten Abschluß; durch eine Verkürzung des Endsipho werden wir durch allmähliche Abstufungen zu einem spitzen, beutelförmigen Abschluß der letzten Kammer geführt (Fig. 140) und von hier wieder zu solchen Formen, bei denen die terminale weite Pylomöffnung unvermittelt durch eine flache Siebplatte verschlossen wird [1]).

Diesen Wachstumserscheinungen der ganzen Schale lassen sich analoge Wachstumserscheinungen der einzelnen Kammern vergleichen. In der Regel erreichen die Kammern ihr Breitenmaximum vor ihrem Ende, um sich zuletzt wieder etwas zusammenzuziehen; hierdurch werden die Einschnürungen bedingt, durch welche sich die Kammern mehr oder weniger voneinander absetzen, und infolgedessen ist auch die Gestalt der ganzen Schale oft keine rein kegelförmige, nach unten weit ausgespannte (Fig. 136, 146), sondern mehr glockenförmig, mit etwas zusammengezogener Pylomöffnung (Fig. 137, 139). In der Zu- und Abnahme der Wachstumsenergie der ganzen Schale ist der rhythmische Fortgang des Lebensprozesses im Verlaufe ganzer Generationen verkörpert, wo jedes Individuum einer Welle entspricht, in dem Wachstum der einzelnen Kammern hingegen der rhythmische Verlauf des Lebens beim einzelnen Individuum, wo die aufeinander folgenden Wachstumsperioden Wellen vergleichbar sind.

Die Differenzierungsvorgänge und deren Kombinationen sind auch bei den Cyrtoidschalen von mannigfacher Art und durch sie wird auch hier aus dem einheitlichen abstrakt-theoretischen Typus der Formenreichtum der Wirklichkeit erzeugt. Als besonders häufig sind hier zu nennen: Formenwandlungen der ganzen Schale, verschiedene Dictyose bei verschiedenen Formen ebenso wie bei den einzelnen Kammern derselben Form (Fig. 137), sekundäre Vermehrung, Verminderung oder gänzliche Rückbildung der Basalstacheln (Fig. 138, 139, 141, 142, 147) und gelegentliche Rückbildung des Apikalstachels (Fig. 141, 142), Differenzierung der Basalstacheln an ihren Enden oder in ihrem Verlaufe durch die

---

1) Vergl. hierzu „Pylombildungen", S. 79—81.

Schalenwand (Flügelfortsätze, Gitterplatten, etc.) und ebenso Differenzierungen des Apikalstachels.

Auch bei stephoiden Formen kommt es hie und da zur Schalenbildung, so zeigt z. B. Fig. 126 eine Schale, die als Fortführung und Abschluß einer den Figuren 122—125 etwa entsprechenden stephoiden Entwickelungsreihe zu betrachten ist. Bei den Stephoidschalen kommen die Characteristica der stephoiden Entwickelung: Aufgabe der Vierstrahlercharaktere und der monaxonen Grundform und Hinneigung zur homaxonen Grundform, noch prägnanter zum Ausdruck, als bei den Stephoidgerüsten. Wir können hier alle Übergänge von monaxonen bis zu vollkommen kugelrunden homaxonen Schalen beobachten (Fig. 126—128), die man oft nur daran von Sphäroideenschalen unterscheiden kann, daß sich in ihrem Innern als Grundlage und Ausgang der Gerüstbildung der primäre Sagittalring befindet (Fig. 126, 127). Eine natürliche Folge der stephoiden Entwickelung ist auch die Unterdrückung des terminalen Wachstums; entweder lassen die Stephoidschalen überhaupt kein sekundäres Wachstum erkennen, und dies ist meist der Fall, oder sie zeigen deutliche Ansätze zum koncentrischen Wachstum und somit eine weitere Konvergenz zu den Sphäroideenschalen. So hat sich z. B. bei Figur 126 um die aus starken Balken gefügte primäre Schale von kleinen Radialstacheln aus eine aus zarten Kieselfäden gesponnene zweite Schale entwickelt. —

Zum Schlusse stellen wir die Differentialcharaktere des Spumellarien- und Nassellariengerüstbaues noch einmal einander vergleichend gegenüber:

| Spumellarien. | Nassellarien. |
|---|---|
| Homaxone Grundform. | Monaxone Grundform. |
| Ausgang der Gerüstbildung zahlreiche Vierstrahler. | Ausgang der Gerüstbildung ein Vierstrahler. |
| Homaxone Kugelschale. | Monaxon - heteropol - eudipleures Nadelgerüst: Ringbalkengerüst: Cyrtoidschale. |
| Konzentrisches Wachstum, vermittelt durch die Apikalstacheln der Vierstrahler. | Terminales Wachstum, vermittelt durch die Basalstacheln des Vierstrahlers. |

## II. Aetiologie des Vierstrahlertypus.

Durch die Einführung des morphologischen Prinzips des Vierstrahlers in die vergleichende Betrachtung der Spongien-, Echinodermen- und besonders Polycystinenskelette haben wir eine befriedigende einheitliche Anschauung von der Gerüstbildung dieser Organismengruppen gewonnen. Mit dieser formal-morphologischen Anschauung dürfen wir uns aber nicht begnügen, sondern müssen nach einer realen mechanischen Erklärung des Vierstrahlers selbst trachten. Unsere morphologische Vierstrahlertheorie schwebt noch, wie alle morphologisch-biologischen Theorieen, wie eine Wolke in der Luft; wir müssen bestrebt sein, sie mit dem festen Boden der exakten Naturwissenschaft zu verbinden und hier fest zu begründen. Wir hätten wenig Hoffnung, dies in absehbarer Zeit zu erreichen, wenn wir es in dem Vierstrahlergerüste mit einem Produkt der Lebensthätigkeit spezifisch organisierten Protoplasmas zu thun hätten; das Leben ist zwar sicher ein Komplex chemisch-physikalischer Kräfte, aber ein so verwickelter, daß die Auflösung und das Verständnis sowohl seiner selbst als auch seiner Produkte nicht durch die einfache Untersuchungs- und Betrachtungsreihe einer Arbeit zu erwarten ist, sondern der angestrengten Thätigkeit einer ganzen wissenschaftlichen Epoche bedarf, die augenblicklich kaum erst anzubrechen scheint. Wir haben jedoch bedeutsame Fingerzeige, welche dafür sprechen, daß die Bildung der Vierstrahlergerüste mit einer spezifischen Lebensthätigkeit in keinem direkten engen Zusammenhange steht, sondern durch elementare allgemeingültige mechanische Ursachen bedingt ist und sich einer direkten mechanischen Erklärung als zugänglich erweist. Wie wir schon früher erwähnten, wird diese Annahme wahrscheinlich gemacht dadurch, daß der Typus des Vierstrahlergerüstes mit allen seinen charakteristischen Eigentümlichkeiten unabhängig bei verschiedenen Organismengruppen und unabhängig vom Baumateriale auftritt. — Versuchen wir also, ob wir eine exakte Erklärung unseres Gerüstbildungstypus finden! — Vorher wird es jedoch zweckmäßig sein, die früher in dieser Richtung gemachten Versuche kurz darzustellen und kritisch zu beleuchten; die hierdurch erzielten negativen Resultate werden uns davor bewahren, in alte Fehler zu verfallen.

### a) Kritisch-geschichtliche Vorbemerkungen.

Bei den früheren Versuchen, unsere Gerüstbildungsverhältnisse zu erklären, hatte man zunächst nur die Spongienspicula im Auge, während erst in der letzten Zeit und zwar von uns selbst die Skelettbildung der Spongien mit der der Echinodermen und Rhizopoden zu einem umfangreicheren, allgemeineren Problem zusammengezogen wurde. —

Schon Haeckel sprach in seiner Monographie der Kalkschwämme [1]) Vermutungen aus über das Wesen der Spongienspicula. Nach ihm sind die Kalkschwammnadeln einheitliche Krystalle, die Abweichungen derselben von gewöhnlichen Krystallen, welche sich in der äußeren Form, dem sogenannten „Centralfaden" etc. äußern, erklären sich aus den abweichenden Bedingungen, unter denen ihre Bildung innerhalb eines lebenden, aktiv thätigen Organismus stattfindet. Der Vorgang der anorganischen Krystallisation wird modifiziert durch die Thätigkeit des lebenden Protoplasma; diesen Bildungsvorgang, bei welchem anorganische und organische Prozesse gemischt zusammenwirken, nennt Haeckel Biokrystallisation, das Produkt, die Spicula, Biokrystalle. Die morphologischen Achsen eines drei- oder vierstrahligen Spiculums repräsentieren die Achsen des Krystalles.

Diese Theorie der Biokrystallisation fand jedoch keinen Boden wegen der Unmöglichkeiten, die sich ihrem Verständnisse entgegenstellten. Besonders war die Annahme, daß die Achsen der Schwammnadeln den Krystallachsen entsprechen sollten, nicht haltbar, denn die morphologischen Achsen der Spicula sind nicht vergleichbar mit den Achsen eines echten Krystalls, welche ja als solche in Wahrheit gar nicht existieren, sondern physikalisch ausgezeichnete gleichwertige Richtungen sind, die sich parallel durch das ganze Krystallindividuum hindurch verschieben lassen. —

Das Problem des Wesens der Spiculumbildung blieb seitdem lange Zeit ruhen, bis in neuerer Zeit V. v. Ebner seine ausgezeichneten gründlichen Untersuchungen über die Struktur der Kalkschwammnadeln veröffentlichte [2]). Indem ich in bezug auf

1) E. Haeckel, Die Kalkschwämme. Eine Monographie. Berlin, 1872.

2) V. v. Ebner, Über den feineren Bau der Skelettteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt. Wiener Sitzungsberichte, XCV. Bd., I. Abt., 1887, März-Heft.

die Einzelheiten der Untersuchung naturgemäß auf die Originalarbeit des Verfassers verweisen muß, referiere ich hier nur kurz über die uns interessierenden allgemeinen Ergebnisse.

v. Ebner ging, wie er sagt, anfänglich von der Erwartung aus, daß die Nadeln der Kalksschwämme im Grunde spezifisch organisierte Bildungen seien. Er vermutete, daß ihnen „eine organische Grundlage zukommen müsse, welche trotz der massenhaften Beimischung von kohlensaurem Kalke das Bestimmende für den Aufbau der Nadel — nach Art der Cuticularbildung — sein würde. Es schien das Wahrscheinlichste, daß alle Nadeln geschichtet seien, und daß die Richtung senkrecht auf die Schichtung überall gleichwertig sei, etwa in der Weise, daß der beigemischte krystallinische Kalkspath in zahllosen kleinen Prismen, welche radiär zur morphologischen Achse der Nadeln gestellt sind, abgelagert wäre."

Diese anfängliche Vermutung v. Ebner's bestätigte sich jedoch nicht, sondern es stellte sich durch die optische Untersuchung heraus, daß sich die Kalknadeln, Vierstrahler sowohl wie Dreistrahler und Stabnadeln, wie einheitliche Krystalle verhielten. Untersucht man eine beliebige Kalknadel im polarisierten Licht „unter dem Mikroskop zwischen gekreuzten Nikols, und dreht man dieselbe durch alle Azimute, so erscheint sie bei vier Stellungen schwarz, bei vier Stellungen aber im Maximum hell, je nach der Dicke in mehr weniger hohen Farben bis zum gleichmäßigen Weiß, wie es bei etwas beträchtlicheren Dicken der Substanz immer auftritt. Die Nadeln sind also stark doppelbrechend und außerdem sind die beiden Schwingungsrichtungen durch die ganze Nadel hindurch wie in einem Krystall gleich gerichtet, denn sonst könnte man nicht stets vier Stellungen finden, bei welchen die Nadeln absolut schwarz wie das Gesichtsfeld erscheinen."

„Diese optischen Erscheinungen an den Skelettteilen der Kalkschwämme lassen sich in einfachster und nächstliegendster Weise so deuten, daß jeder Skelettteil ein Individuum eines einzigen Kalkspatkrystalles darstelle, das man sich künstlich aus einem Stücke Doppelspat herausgeschnitten denken könnte." So schien auch die alte Haeckel'sche Vermutung wieder eine Stütze zu erhalten, indem die beobachteten Erscheinungen für eine einheitliche Kyrstallnatur der Spicula sprachen. Hierzu kommt noch, daß v. Ebner den Nachweis führen konnte, daß der Schichtung

und dem sogenannten Centralfaden nicht, wie man dies bisher anzunehmen pflegte, eine organische Substanz zu Grunde liege.

Wenn nun zwar demnach in den Nadeln auch keine organische Substanz vorhanden ist, so muß doch den in Schichtung und Centralfaden sich aussprechenden optischen Ungleichheiten eine entsprechende Ungleichheit in der chemischen Zusammensetzung zu Grunde liegen, die sich mit einem einheitlichen Krystallindividuum nicht verträgt. Außerdem zeigt das Material der Kalknadeln nach verschiedenen Richtungen hin Abweichungen von den Eigenschaften des reinen Kalkspates, wie die „unvollkommnere Spaltbarkeit, die Löslichkeit in Alkalien, das Dekrepitieren und das Auftreten von Gasbläschen im Innern der Substanz beim Erhitzen, endlich das geringere spezifische Gewicht". Es hat sich nun auch wirklich durch die Untersuchungen v. EBNER's herausgestellt, daß die Nadeln der Kalkschwämme nicht ausschließlich aus kohlensaurem Kalk bestehen, sondern daß dem letzteren noch andere Stoffe beigemengt sind, welche diese Abweichungen erklären. Nachgewiesen wurden durch v. EBNER Natrium, Magnesium, Schwefelsäure und Wasser.

Hiernach ist es naheliegend, „die Kalkschwammnadeln als Mischkrystalle zu betrachten und sich vorzustellen, daß die beigemischten Salze, ohne irgend welche durch Isomorphie gegebene Beziehungen deshalb in den molekularen Aufbau des Kalkspates hineingezogen werden, weil sie mit diesem gleichzeitig ausgeschieden werden. Wie insbesondere BRÜGELMANN [1]) betont, ist aber gerade gleichzeitige Ausscheidung zweier Salze aus einer Lösung oder Schmelze etc. Bedingung für die Entstehung eines Mischkrystalles. Es würde ferner unter dieser Annahme die Existenz des Centralfadens und der gelegentlich vorkommenden Schichtung und der damit zusammenhängenden histologischen Strukturverhältnisse darin eine Erklärung finden, daß das Mischungsverhältnis der von dem Bildungsplasma ausgeschiedenen Salze ein nach Zeit und Ort wechselndes ist, und zwar im allgemeinen so, daß der zuerst ausgeschiedene Kalkspat am meisten Beimengungen enthält (Centralfaden), und daß beim Fortwachsen der Nadelspitzen zunächst stets eine dem Centralfaden entsprechende Substanz sich bildet. Ganz reiner Kalkspat scheint nirgends abge-

---

1) „Berichte der Deutsch. chem. Ges. in Berlin, Bd. XV, S. 1883, sowie eine Reihe späterer Mitteilungen, deren letzte (4.), „„Über Krystallisation und physikalische Bindung"", Leipzig 1886 erschienen ist."

schieden zu werden, doch dürften die Oberflächen der ausgebildeten, ungeschichteten Nadeln, sowie die äußeren Partieen der einzelnen Schichten kolossaler Nadeln aus kohlensaurem Kalke bestehen, der nur minimale Beimengungen enthält". Die Thatsache, daß sich jede Kalkschwammnadel optisch wie ein einheitliches Krystallindividuum verhält, läßt sich nun mit den eben mitgeteilten Befunden durch die Annahme vereinigen, „daß jeder Skelettteil aus einer größeren Zahl von Kalkspatindividuen besteht, die zwar alle eine parallele Stellung ihrer optischen Achsen besitzen, aber deshalb noch nicht mit ihren krystallographisch gleichwertigen Richtungen parallel orientiert zu sein brauchen". Hiernach giebt v. Ebner folgende Charakteristik von dem Wesen der Kalkschwammspicula:

„Die Nadeln der Kalkschwämme sind hauptsächlich aus Kalkspat bestehende, keine organische Substanz enthaltende Individuen von Mischkrystallen, deren äußere Form — ohne Begrenzung durch wahre Krystallflächen — von der spezifischen Thätigkeit eines lebenden Organismus bedingt ist und deren innere Struktur, obwohl vollständig krystallinisch, durch eine eigentümliche Verteilung der Gemengteile mit der äußeren Form in Beziehung steht".

Im Anschluß an seine Forschungen über die Natur der Kalkschwammnadeln stellte v. Ebner auch Untersuchungen an Skelettteilen von Echinodermen an und kam zu dem höchst interessanten und wichtigen Resultate, daß sich dieselben genau so verhielten wie die Kalkschwammspicula. Optisch verhielten sie sich im polarisierten Lichte wie einheitliche Krystalle und zeigten überhaupt alle oben angeführten Eigentümlichkeiten der Kalkschwammspicula. Es kommt jedoch bei den Echinodermen noch ein Moment von ganz besonderer Wichtigkeit hinzu. Den Paläontologen war schon lange bekannt, daß die Skelettteile fossiler Echinodermen eine massive, großkrystallinische Struktur besitzen, daß sich jeder Skelettteil, jede Platte und jeder Stachel wie ein einheitliches Krystallindividuum verhält und die rhomboedrische Spaltbarkeit des Kalkspates in sehr ausgeprägter Weise besitzt. Bei den Stacheln fällt die optische Krystallachse mit der morphologischen Längsachse zusammen. Die Skelettteile von rezenten Echinodermen zeigen uns bereits dieselben Eigenschaften, wie ja durch die Untersuchungen v. Ebner's von neuem bestätigt wurde, nur nicht so deutlich ausgeprägt, was darin seinen Grund hat, daß sie nicht wie die fossilen Skelette großkrystallinisch und massiv sind, sondern eine aus feinen Kalkbalken bestehende Netzstruktur

zeigen (Fig. 178). Diese Befunde erklären sich in der Weise, daß die Zwischenräume des Kalkgewebes während des Fossilisationsprozesses durch kohlensauren Kalk ausgefüllt werden, der sich an die Skelettbalken parallel und in ganz derselben Weise anlagert, wie dies bei der während des Lebens gebildeten Masse der Fall war. Dieser während der Versteinerung stattgehabte Prozeß ist auch künstlich nachgeahmt worden von SOLLAS, welcher die Beobachtung machte, daß sich an Nadeln von Kalkschwämmen, die er in Wasser, welches kohlensauren Kalk gelöst enthielt, legte, eine Kruste von Kalk bildete, deren Teilchen dieselbe optische Orientierung, wie die der Nadel beibehielten. Wir sehen also hieraus, daß die Skelettteile der Kalkschwämme und Echinodermen nach dem Tode des Organismus in derselben Weise weiterzuwachsen vermögen, woraus hervorgeht, daß auch die während des Lebens gebildeten Kalkmassen nach den Gesetzen der anorganischen Krystallisation und unabhängig vom Lebensprozeß sich zusammenlagern. Zu derselben Deutung ist auch v. EBNER gekommen, welcher sehr treffend bemerkt: „Diese und ähnliche Erfahrungen lassen vermuten, daß bei der Bildung der Biokrystalle die krystallographische Orientierung der zuerst abgeschiedenen Substanz nach den Gesetzen der Krystallisation, ohne besondere Thätigkeit des lebenden Protoplasmas, sich an die erstgebildete anlagert, während von der lebenden Substanz nur ein modellierender Einfluß auf die äußere Form und auf die jeweilige Mischung des abgeschiedenen Materiales genommen wird.“

Durch die im Vorstehenden im Auszuge kurz mitgeteilten Untersuchungen v. EBNER's sind wie wir sehen wichtige Resultate zu Tage gefördert, die uns einen Einblick in die Natur der Kalkskelette der Spongien und Echinodermen gestatten. Wir sind durch dieselben mit der feineren inneren Struktur der Kalkskelette der genannten Organismen bekannt gemacht worden und haben gelernt, daß die Bildung der Letzteren zu einem großen Teil durch chemisch-physikalische Kräfte bedingt und von der Lebensthätigkeit des Organismus unabhängig ist. Besonders schön ging dies aus dem postmortalen Wachstum der Echinodermenskelette hervor. Die v. EBNER'schen Untersuchungen haben die Natur des Gerüstmateriales der Kalkskelette unserem Verständnis in erfreulicher Weise näher gebracht; darüber aber, wonach wir gerade suchen, über die Mechanik der äußeren Formgestaltung des Vierstrahlertypus, vermögen sie uns keinen Aufschluß zu geben. v. EBNER selbst scheint an die Mög-

lichkeit einer mechanischen Erklärung in dieser Richtung fürs erste noch nicht zu denken, wenn er — in seiner oben citierten Charakteristik des Wesens der Kalkschwammspicula — sagt, daß „deren äußere Form von der spezifischen Thätigkeit eines lebenden Organismus bedingt ist“. —

Ich selbst war dann vor einigen Jahren zu der Erkenntnis gekommen, daß der Skelettbildung der Spongien, Radiolarien und Echinodermen derselbe Bauplan zu Grunde liegt. Diese Erkenntnis setzte uns in den Stand, die Skelettmorphologie der genannten drei ganz verschiedenen Organismengruppen von einem einheitlichen allgemeinen Standpunkte aus zu betrachten, ohne Zweifel ein interessantes Ergebnis und eine erfreuliche Vertiefung unseres morphologischen Verständnisses; eine Erklärung der merkwürdigen Thatsache fehlte uns aber, das Bedürfnis nach einer solchen trat jedoch nach dieser unserer Verallgemeinerung des Problems um so brennender an uns heran.

So machte ich denn in meiner Dissertation [1]), in welcher ich zum ersten Male die im ersten Teile dieses Abschnittes gegebene Morphologie des Vierstrahlergerüstes in Form einer vorläufigen Mitteilung kurz niederlegte, den Versuch, die äußere Formgestaltung mit den durch die Untersuchungen v. Ebner's zu Tage geförderten Resultaten über die innere Struktur der Kalkskelette in Beziehung zu bringen, indem ich die Vermutung aussprach, daß die äußere Form vielleicht in der Art und Weise der Aneinanderlagerung der das Spiculum zusammensetzenden kleinen Krystallindividuen bedingt sei.

Dieses Unternehmen erwies sich jedoch — und zwar gerade im Hinblick auf unsere Verallgemeinerung des Problems — bei einigem Nachdenken sehr bald als nicht lebensfähig. Wenn man es nur mit den Skeletten der Kalkschwämme und Echinodermen zu thun hätte, ließe sich wohl allenfalls noch in diesem Sinne diskutieren, man ist aber sofort aufs Trockene gesetzt, sobald man die Kieselskelette der Kieselschwämme und Radiolarien in Betracht zieht, denn diese besitzen überhaupt keine krystallinische Struktur, sondern sind amorph; gänzlich ratlos steht man endlich den Hornspiculis (Fig. 82, 83) der Hornschwämme gegenüber, die aus rein organischer Substanz bestehen und so jede Art einer Krystallisation von vornherein ausschließen.

---

1) Die Theorie der Biokrystallisation im allgemeinen und die Skelettbildung der Polycystinen im besonderen. Jena, 1890.

Der Umstand, daß der Vierstrahlertypus unabhängig in verschiedenen Organismengruppen auftritt, berechtigte uns zu dem Schlusse, daß er nicht durch die spezifische Lebensthätigkeit der Organismen, sondern durch allgemein giltige elementare anorganische Bildungsfaktoren bedingt sei. Ebenso müssen wir aus seiner Unabhängigkeit vom Materiale schließen, daß seine Bildungsursachen nicht in dem Materiale innewohnenden und an dieses gebundenen molekularen Kräften liegen können, sondern in mechanischen Kräften der Außenwelt. Die Vierstrahlergerüste können sich nicht selbständig von innen heraus gestalten, wie es eine Biokrystallisationstheorie annehmen würde, sondern sie müssen von äußeren Kräften geformt werden, wobei das Material nicht in Betracht kommt, sich passiv verhält. Das Gebiet, auf dem wir nach den Ursachen des Vierstrahlertypus zu suchen haben, ist hierdurch schon bedeutend eingeschränkt, und wir können nun schon eher hoffen, die Lösung des Problems zu finden, nachdem wir den richtigen Weg gefunden haben. —

Schon früher, etwa gleichzeitig mit der Arbeit V. v. Ebner's veröffentlichte Franz Eilhard Schulze in den Abhandlungen der Berliner Akademie einen Essay [1]), in dem er die allgemeinen Resultate niederlegte, zu denen er durch die Bearbeitung der Challenger-Hexactinelliden gekommen war. Es geht dieser Forscher hier auch näher auf die Frage nach der Entstehung der charakteristischen Nadelformen der Spongien ein, und seine Auffassung des Gegenstandes kommt der Wahrheit schon um einen Schritt näher, insofern als sie Biokrystallisationstheorieen verwirft und äußere Faktoren als Bildungsursachen der Nadelformen in Anspruch nimmt.

Schulze präzisiert seine allgemeine Stellung dem Problem gegenüber mit folgenden Worten: „Ich meinerseits muß mich gegen jeden Versuch aussprechen, die Gestalt der Spongiennadeln, mögen sie nun aus kohlensaurem Kalk oder aus Kieselsäurehydrat bestehen, in Verbindung zu bringen mit dem Krystallisationsverhalten dieser Substanzen, oder gar von demselben abzuleiten resp. aus demselben zu erklären. Dagegen spricht zu-

1) F. E. Schulze, Zur Stammesgeschichte der Hexactinelliden. Abhandlungen der Berliner Akademie, 1887.

nächst bei den Kieselnadeln der Umstand, daß die Kieselsäure in denselben überhaupt gar nicht in einem krystallinischen Zustande, sondern als völlig amorphes Kieselsäurehydrat oder Opal enthalten ist; was sich unter anderm dadurch markiert, daß sie nicht doppelt-, sondern einfach-lichtbrechend ist. Sodann spricht dagegen die Thatsache, daß sich die Form der betreffenden Skelettbildungen nicht auf das Krystallsystem der Substanz, aus welcher sie bestehen, beziehen oder aus demselben ableiten läßt. Ferner vertragen sich die so außerordentlich häufigen und oft recht bedeutenden Abweichungen der Strahlenachsen von dem typischen Winkel, welchen sie miteinander machen sollen, sowie die starken Biegungen der Strahlenachsen nicht mit der Annahme maßgebender Krystallachsen.

Vielmehr muß ich annehmen, daß die Gestalt aller Spongiennadeln durch die organische Grundlage, in und aus welcher dieselben entstehen, bedingt wird, und daß hier die formativen Kräfte keine prinzipiell anderen sind, als diejenigen, welche überall bei der Formgestaltung des lebenden Organismus und seiner Teile wirksam sind.

Wenn wir nun auch von diesen die Form bestimmenden Kräften im allgemeinen noch sehr wenig wissen, so lassen sich doch gerade für die Skelettbildungen hier und da bestimmende Momente nachweisen, welche zwar nicht alles erklären, aber doch manches verständlich erscheinen lassen.

Gelingt es, einen notwendigen, gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen Gestalt und Lage eines Skeletteiles einerseits und der erforderlichen Leistung desselben andererseits überzeugend nachzuweisen, so haben wir vom Standpunkte des Nützlichkeits- und somit auch des Selektionsprinzipes das Auftreten und Fixieren dieser Form und Lage des betreffenden Skeletteiles verständlich gemacht."

Nach dieser allgemeinen Direktive geht nun SCHULZE zur speziellen Behandlung des Gegenstandes über. Ich lasse auch diese zunächst mit den eigenen Worten des Verfassers im Auszuge folgen unter Übergehung der auf Hexactinelliden bezüglichen Auseinandersetzungen, die in unsere Behandlung des Vierstrahlertypus nicht hineingehören.

SCHULZE nimmt für die Kalkschwämme „als typische und Ausgangs-Nadelform" den „planen regulären Dreistrahler", für die „Tetraxonier und die davon abgeleiteten Monaxonier und Hornschwämme den regulären Vierstrahler (spanischen Reiter)" an.

Für die Frage, weshalb sich diese Nadelformen ausgebildet haben, scheint ihm von wesentlichster Bedeutung der Unterschied in der Architektonik des Weichkörpers der beiden genannten Hauptspongiengruppen zu sein.

„Die Asconen, welche als Ausgangsgruppe der Kalkschwämme betrachtet werden können, stellen bekanntlich im einfachsten Falle eine festsitzende dünnwandige, am freien Ende offene Röhre dar, deren Seitenwand von gleichmäßig verteilten, kreisrunden Lochporen durchbohrt ist."

„Als typische Form der im einzelnen allerdings recht verschiedengestaltigen Gruppe der Tetraxonier und ihrer Descendenz können wir einen dickwandigen Kelch hinstellen, in dessen kompakter Wandung rundliche oder ganz kugelige Geißelkammern in Haufen nebeneinander liegen, etwa wie die Acini einer acinösen Drüse."

„Indem ich von der Voraussetzung ausgehe, daß die in der Körperwand der Spongien gelegenen Skelettnadeln im wesentlichen zur Stütze oder zur Versteifung der Weichmasse dienen, so wird sich auch von vorneherein erwarten lassen, daß diejenige Form und Lagerung der Festteile sich hat ausbilden müssen, welche unter den bestehenden Verhältnissen am besten geeignet war, die nötige Festigkeit der Körperwand herbeizuführen."

„Ich bin nun der Ansicht, daß sich mit überzeugender Wahrscheinlichkeit eine solche notwendige Beziehung zwischen der Figuration des Weichkörpers jeder der beiden genannten Hauptspongiengruppen und den für dieselben charakteristischen typischen Nadelformen nachweisen läßt, welche wir als die Ur- oder Ausgangsform für jede Abteilung durch die vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte anzunehmen gezwungen sind."

„Die regulären Dreistrahler der Asconen finden sich bekanntlich in der Röhrenwand tangential eingelagert, und zwar so, daß der eine Strahl parallel der Röhrenachse nach hinten gegen die Basis, die beiden anderen aber schräg nach vorn und zur Seite gerichtet sind, und daß die beiden letzteren in der Regel je eine Wandpore von hinten her umfassen."

„Wenn eine Platte von möglichst vielen, gleich großen, kreisrunden Löchern in der Weise durchsetzt werden soll, daß das Lumen der Löcher einen gewissen Spielraum der Erweiterung und Verengerung habe, so werden diese Lücken nur eine bestimmte Art der Anordnung und zwar dieselbe zeigen, welche die Zellen

einer Bienenwabe darbieten, aber ein Netz mit etwas breiteren Balken zwischen sich lassen."

„Besteht nun die Platte aus einer Masse, welche der Stützung durch eingelagerte Festteile bedarf, und sollen diese letzteren zwar einerseits dem Ganzen die größtmöglichste Festigkeit gewähren, andererseits aber doch eine gewisse Erweiterungsfähigkeit der ganzen Röhre und auch der zwischenliegenden Poren zulassen, so stellen sich dreistrahlige Nadeln als die zweckmäßigste Form heraus. Dieselben könnten in einer derartigen Anordnung verteilt sein, daß in jedem Interstitium zwischen je drei benachbarten Poren der Centralteil eines regulären Dreistrahlers zu liegen käme, und von diesem aus die drei Strahlen unter gleichen Winkeln zwischen je zwei der benachbarten Löcher hineinragten (Fig. 148 a), oder so, daß nur die Hälfte aller Poreninterstitien von dem Centralteile der Dreistrahler eingenommen wird, während die andere Hälfte die zusammentreffenden drei Strahlenenden von je drei benachbarten Dreistrahlern enthält (Fig. 148 b). Diesen letzteren Modus sehen wir in zahlreichen sehr einfach gebauten Kalkschwämmen vom Asconen-Typus realisiert, und werden ihn für den hier vorliegenden Fall einer mit dem einen Ende festsitzenden, am anderen (dem Oscular-) Ende frei emporragenden und offenen Röhre bei näherer Betrachtung der Verhältnisse für den vorteilhafteren halten müssen. Auf diese Weise wird die Umgrenzung jeder einzelnen Pore besonders an deren unterem Rande gefestigt durch die Gabelung des dahinter gelegenen Dreistrahlers, welcher die Pore von unten (hinten) her gleichsam umfaßt; und es wird die ganze Schwammröhre durch die verhältnismäßig längeren Nadelausläufer besser gestützt als in dem ersterwähnten Falle. — Wir dürfen also wohl die Entwickelung gerade der regulären Dreistrahler als durch die ganze Architektonik des Weichkörperbaues bei den ersten Kalkschwämmen bedingt oder gefordert ansehen."

„Bei den Tetraxonia liegen die typischen regulären Vierstrahler in ihrer einfachsten und reinsten Form zwischen den kugeligen Geißelkammern, während in der Regel die von Geißelkammern freie Rinde, Basis oder Umgebung der großen Kanäle mehr oder weniger stark differenzierte Nadeln aufweisen."

„Hinsichtlich dieser den Tetraxoniern eigenen regulären Vierstrahler stelle ich folgende Betrachtung an. Wenn eine Anzahl gleich großer Kugeln von allen Seiten gleichmäßig fest zusammengedrängt wird, so lagern sich dieselben so aneinander, daß immer zwischen je vier benachbarten und direkt aneinanderstoßenden

Kugeln je ein regelmäßig geformter Hohlraum bleibt, welcher sich in vier unter gleichen Winkeln zu einander gestellte dreiseitige Spalten fortsetzt, und durch diese mit den benachbarten Zwischenräumen gleicher Form zusammenhängt. Am besten kann man die Form dieser Räume regulären Tetraedern mit eingebauchten Wandungen und ausgezogenen Ecken vergleichen, welche letzteren direkt in die entsprechenden ebenso ausgezogenen Ecken der benachbarten Tetraederräume übergehen und so den Zusammenhang sämmtlicher Lückenräume untereinander herstellen. Denkt man sich nun dieses ganze Lückensystem mit einer halbweichen Masse gefüllt und die Kugeln als leere Räume, so entsteht ein der Stütze bedürftiges Gerüst halbweicher Substanz. Soll das zur Stütze dieses Gerüstes erforderliche Skelettsystem aus gleichartigen beweglichen Skelettkörpern mit drehrunden Ästen bestehen, so wird jeder dieser Skelettkörper sein Centrum notwendig in der Mitte je einer solchen tetraedrischen Masse haben müssen, wie sie zwischen je vier benachbarten Hohlkugelräumen vorhanden ist, und es müssen von diesem Centrum aus vier Balken in die Achsen der vier ausgezogenen Ecken des tetraedrischen Gebildes ausgehen. Es werden demnach als beste Stützkörper einer derartig gebauten Masse gerade solche regulären Tetracte erfordert, wie wir sie in dem entsprechend gearteten Parenchyme bei Tetraxoniern zwischen den Geißelkammern antreffen und als typische Skelettteile dieser Spongiengruppe längst erkannt haben."

„So dürfte die Kenntnis der mechanischen Verhältnisse des zu stützenden Weichkörpers auch hier zur Einsicht von der Zweckmäßigkeit einer ganz bestimmten Gestalt der stützenden Skelettteile führen."

Dies ist der Erklärungsversuch Schulze's. Wie wir oben bemerkten, nähert sich derselbe der Wahrheit insofern, als er eine biokrystallinische Gestaltung verwirft und äußere Faktoren als Bildungsursachen der Nadelform in Anspruch nimmt. Er gerät dagegen sofort in eine falsche Bahn, indem er die Form des Gerüstes nicht auf allgemein giltige mechanische Ursachen zurückführt, sondern als eine selektuelle Anpassung an den speziellen Bau der Schwammkörper auffaßt. Diese Erklärungsweise ist in doppelter Hinsicht unzureichend. Einmal ist das Selektionsprinzip nicht imstande, das Wesen einer Bildung zu erklären. Die Selektion kann von verschiedenen Bildungen eine, welche den Verhältnissen am besten entspricht, auswählen und ihre Entwickelung begünstigen, nicht aber als bildender Faktor selbst-

thätig wirken; sie ist ein äußerlich regulatives, aber kein innerlich formatives Prinzip; sie kann in vielen Fällen das Vorhandensein einer Bildung, dieser oder jener zweckmäßigen Einrichtung erklären, niemals aber den Bildungsvorgang selbst. Der zweite Fehler besteht darin, daß SCHULZE seine Erklärung für die Schwämme spezialisiert. Selbst wenn wir von dem ersten, prinzipiellen methodischen Fehler absehen, würden wir mit der Erklärung SCHULZE's nur bei den Spongien auskommen, wären aber sofort im Stiche gelassen, sobald wir sie auf die Vierstrahlergerüste der Radiolarien und Echinodermen anwenden wollten. Weder die Radiolarien noch die Echinodermen besitzen Poren und Geißelkammern, welche das Vorhandensein eines Vierstrahlergerüstes verständlich machen könnten. Auf der anderen Seite sehen wir aber wieder, daß das Formverhältnis aneinandergelagerter Kugeln zu ihren Zwischenräumen, welches SCHULZE im Hinblick auf die Geißelkammern der Spongien erörtert, mit der Tetraeder-Vierstrahlerform überraschend harmoniert. Das Verdienst SCHULZE's ist es, hierauf zuerst hingewiesen zu haben. Die Vorzüge der Theorie SCHULZE's sind die Postulierung äußerer Bildungsfaktoren und die Zuhilfenahme der Kugelmorphologie, ihre Fehler die Erklärung durch Selektion unter Bezugnahme auf die speziellen Bauverhältnisse des Spongienkörpers. Suchen wir uns unter gleichzeitiger Vermeidung der letzteren die ersteren zu Nutze zu machen, indem wir danach trachten, die Kugelmorphologie als allgemein giltiges und verbreitetes mechanisches Prinzip nachzuweisen, welches nicht nur bei den Spongien, sondern überall Geltung hat.

### b) Die Blasenspannung als formende Ursache des Vierstrahlertypus.

Die kugeligen Geißelkammern lassen sich in mancher Hinsicht am besten mit Blasen vergleichen. Unsere Aufgabe ist es also, zu zeigen, daß Blasen nicht nur als Geißelkammern bei den Spongien vorkommen, sondern sich ganz allgemeiner Verbreitung erfreuen.

Dieser Nachweis ist sehr leicht zu führen, es ist hierzu nur eine Erinnerung an die Grundlehren der Histologie nötig.

Die Elementarorganismen, welche die Körper der Tiere und Pflanzen aufbauen, die Zellen, sind vom physikalischen Gesichtspunkt aus als Blasen aufzufassen.

Die einzelne Zelle erhält sehr häufig schaumigen Bau durch in ihrem Inneren sich bildende Vakuolen.

Endlich machen es neuere Untersuchungen mehr und mehr wahrscheinlich, daß das Protoplasma selbst in seinem Inneren allgemein wabige resp. blasige Struktur besitzt.

Die organisierten Körper besitzen also ganz allgemein und in mehrfacher Hinsicht blasigen Bau. Formal ließe sich hierauf schon die Morphologie des Vierstrahlergerüstes in seiner allgemeinen Verbreitung begründen. Wir könnten sagen, ebenso wie bei den Geißelkammern der Spongien, so ist auch bei den Zellen, den Vakuolen und den Protoplasmawaben diejenige Stellung die beste, bei der in der von Schulze charakterisierten Weise immer je 4 blasige Elemente zusammenstehen, und für die Stütze der hierdurch gebildeten Zwischenwände ist der Vierstrahler die zweckmäßigste und daher auch durch die Selektion gezüchtete Form. Wir begnügen uns jedoch bei dieser teleologischen Deutungsweise nicht, sondern bestreben uns, eine reale, mechanische Erklärung zu geben. Hierzu müssen wir beweisen, daß sich Blasen in der in Rede stehenden Weise nach physikalischen Gesetzen aneinanderlagern müssen. Zugleich mit dem Blasenwerk ist dann auch das Vierstrahlergerüst erklärt, da die Formation des Gerüstes in engstem Zusammenhange steht mit dem Baue des Weichkörpers, von und in welchem es gebildet wird.

Wir müssen uns also zunächst mit der Physik der Blasenspannung etwas bekannt machen.

Hier können wir natürlich nur auf das Wichtigste und für unsere Beweisführung Nötige hinweisen. Erschöpfend hat diesen Gegenstand Plateau behandelt, auf dessen Werk[1]) wir in bezug auf eingehende Informierung verweisen; außerdem hat Berthold in seiner Protoplasmamechanik[2]) die Verhältnisse der Blasenspan-

1) J. Plateau, Statique expérimentale et théorique des liquides. Paris, 1873.

2) G. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik; 7. Kapitel: Teilungsrichtungen und Teilungsfolge. Definitive Ausgestaltung des Zellnetzes. — Unmittelbar nach Berthold weist auch Léo Errera in einer kleinen Mitteilung: Sur une condition fondamentale d'équilibre des cellules vivantes (Bulletin des séances de la Société belge de microscopie, t. XIII, no. 1. Séance du 30 octobre 1886 und Comptes rendus du 2 novembre 1886) darauf hin, daß für die Stellung der Zellwände dieselben Gesetze maßgebend seinen wie bei den Blasenwänden.

nung in extenso auf die Gestaltung des Zellgewebes der Pflanzen angewandt und so die Ätiologie derselben einer vortrefflichen Beleuchtung unterzogen.

Das für die Stellung der Zwischenwände eines Blasengerüstes „fundamentale Prinzip, aus welchem sich alle Einzelfälle ableiten lassen, ist das Prinzip der kleinsten Flächen. Die Lamellensysteme ordnen sich so an, die einzelnen Lamellen krümmen sich in der Weise, daß die Summe der Oberflächen aller unter den gegebenen Verhältnissen ein Minimum wird. Die treibende Kraft ist die Spannung, die in den flüssigen Oberflächen ihren Sitz hat"[1]).

Hieraus ergeben sich für die Gestaltung jedes Blasenwerkes folgende Hauptregeln.

In jeder Kante stoßen 3 Wände zusammen, welche ebenso viele Blasenräume scheiden. In jedem Eckpunkt stoßen 4 Blasenräume, 4 Kanten und 6 Wände zusammen. Die durch das Prinzip der Minimalflächen resp. die Oberflächenspannung bedingte Stellung der Blasen und ihrer Wände ist also gerade die als Voraussetzung des Vierstrahlers postulierte, die Kanten und Wände des Zwischenwandsystems eines Blasengerüstes folgen in ihrer Anordnung dem Vierstrahlertypus; quod erat demonstrandum.

Von dem Größenverhältnis der aneinanderstoßenden Blasenräume sind die Winkel und die Krümmung der Wände und Kanten abhängig.

Nur wenn die 4 einen Eckpunkt resp. ein Vierstrahlercentrum umlagernden Blasen gleich groß sind, sind die Wände eben ausgespannt und von gleichem Flächenraum und alle am Vierstrahlercentrum liegenden einander entsprechenden Winkel gleich groß. Die von dem centralen Radiationspunkt ausstrahlenden Kanten verkörpern die Achsen eines regulären Vierstrahlers (Fig. 150).

Mit Größendifferenzen der Blasen gehen entsprechende Veränderungen der Winkel und der Krümmung der Wände Hand in Hand. Nach einem größeren Blasenraume zu sind die Winkel größer und die Wände konvex gewölbt, nach einem kleineren die Winkel kleiner und die Wände konkav gewölbt. Durch das Verhalten der Wände wird wieder die Krümmung einer Kante und ihr Winkel zu den anstoßenden Kanten bestimmt; jede Kante ist

1) Berthold, Protoplasmamechanik, S. 219—220.

die Resultante der 3 in ihr zusammenstoßenden Wände, die letzteren sind die 3 Komponenten der formbestimmenden Kraft der Kante. Auch die Kanten, unsere Vierstrahlerachsen, werden also in letzter Linie durch die anstoßenden Blasenräume bestimmt, die von einem Radiationspunkte ausgehenden 4 Kanten oder Linien, unser Vierstrahler, also durch die 4 in ihm zusammenstoßenden Blasen.

Zur Beobachtung dieser Verhältnisse giebt es ein sehr einfaches und probates Mittel. Man braucht nur aus einer Bierflasche das Bier teilweise oder ganz auszugießen, so bleibt in dem entleerten Raume das schönste Blasengerüst zurück, an dem sich die eben angegebenen, sich aus der Blasenspannung ergebenden Regeln für die Formation der Wände und Kanten sehr gut beobachten lassen. In jedem Eckpunkte stoßen ausnahmslos 4 Kanten zusammen, das Netz der Kanten entspricht vollkommen und ausnahmslos dem Vierstrahlertypus. In ihrer aktiven Wirksamkeit treten die Spannungskräfte hervor, sobald in dem Blasenwerke eine Blase platzt; die benachbarten Wände verschieben sich dann augenblicklich so, daß sie den neugebildeten Raumverhältnissen Rechnung tragen, erst dann ist ihr Gleichgewicht wieder hergestellt [1]).

Besonders wegen ihrer Einfachheit sehr klare Bilder geben Komplexe von großen Seifenblasen. Eine Reihe solcher Blasengruppen habe ich in den Figuren 149—157 zur Darstellung gebracht und hie und da in das Liniennetz der Kanten der Deutlichkeit halber Vierstrahler und Doppelvierstrahler verschiedener Formen (daneben auch Drei- und Einstrahler) rot eingezeichnet. Die Blasengruppen sitzen der Oberfläche des Seifenwassers auf, sind also an ihrer Basis flachgedrückt, nur Figur 150 hat man sich frei in der Luft schwebend zu denken.

Zu empfehlen ist auch die Herstellung von Blasengerüsten mit einer gefärbten Flüssigkeit, etwa Tinte oder einem histologischen Färbemittel, dadurch daß man die nicht ganz gefüllte Flasche einmal kurz schüttelt. Durch die Färbung tritt in einem solchen Falle das Gerüst sehr deutlich hervor. —

Bei der bis jetzt gegebenen Besprechung der Blasengerüste haben wir die Blasenwände als so dünn angenommen, daß wir

---

1) Durch die gelegentliche Beobachtung des Blasengerüstes in einer Bierflasche sind wir gerade auf die Erklärung des Vierstrahlertypus gekommen.

ihre Stärke vernachlässigen konnten, wir betrachteten die Wände als mathematische Flächen, die Kanten als Linien und die Ecken als Punkte. Dies können wir uns auch gestatten, sobald wir es nur mit großen Blasen zu thun haben, deren Wände aus einer dünnflüssigen Substanz bestehen. Gleich nach der Bildung eines solchen Blasensystems, wie z. B. unserer Seifenblasengruppen, läuft die überflüssige Flüssigkeit der Schwerkraft folgend an den Wänden nach unten ab, und nur gerade so viel wird durch die Oberflächenspannung zurückgehalten, als zur Bildung dünnster Wandhäutchen nötig ist. Dann ist auch das Vierstrahlernetz der Kanten ein System von Linien, die keine nennenswerte Dickenausdehnung besitzen; welche als die idealan Achen eines Vierstrahlergerüstes, noch nicht aber als ein körperliches Gerüst selbst erscheinen.

Die Verhältnisse verändern sich, sobald die Blasen kleiner und die Flüssigkeit dickflüssiger und zäher ist. Dann bleibt in den Blasenwänden mehr Material haften. Dasselbe verteilt sich jedoch nun nicht mehr gleichmäßig in den Wänden, um dieselben etwa zu überall gleich dicken Platten zu verstärken, die scharfkantig aneinander stoßen und die Formverhältnisse der dünnen Blasenhäute bewahren, sondern die Verteilung und Anlagerung des überschüssigen Materials geschieht, in bezug auf die ursprünglichen Blasenwände wenigstens, ungleichmäßig, wenngleich streng gesetzmäßig, insofern als in erster Linie die Eckpunkte, in zweiter Linie die Kanten als Attraktionscentra der Anlagerung wirken. Das überschüssige Material ist bestrebt, die Ecken und Kanten der Blasenräume auszufüllen, die letzteren auszurunden. Während sich die Blasen bei wenig Wandmaterial gegenseitig abplatten, können sie bei genügendem Zwischenmaterial abgerundet neben einander liegen, wie dies besonders bei kleinblasigeren Schäumen der Fall zu sein pflegt (Fig. 160).

Es ist klar, daß durch die Ausrundung gerade das Vierstrahlersystem begünstigt und noch mehr ausgeprägt wird. Ist nur wenig überschüssiges Material vorhanden, so daß nur die Ecken ausgefüllt werden, so bilden sich um die Radiationspunkte der Kanten resp. der Vierstrahlerachsen kleine Tetraeder mit konkav eingebogenen Flächen (Fig. 158), genau dieselbe Form, welche uns bereits als erste Anlage der Echinodermenskelettteile begegnete (Fig. 86 *b*, *c*, *c'*), und mit ganz gleichen Tetraedern ist die Schale der von Möbius beschriebenen und abgebildeten Entosolenia aspera bedeckt (Fig. 222), worauf wir später noch einzugehen haben. Nimmt das Zwischen-

material noch mehr zu, so verteilt es sich auch den Kanten entlang, aus dem Tetraeder entsteht ein Vierstrahler mit dreikantigen Armen (Fig. 158; vergl. auch die Weiterentwickelung des Echinodermentetraeders, Fig. 86 *d*, *d'* u. 87 *a*) oder nach der Charakteristik SCHULZE's ein Tetraeder mit eingebauchten Wandungen und lang ausgezogenen Ecken — die charakteristische Grundform des Vierstrahlertypus.

Diese kurzen Betrachtungen über die bei Blasengerüsten in Betracht kommenden Momente der Flüssigkeitsmechanik genügen bereits für unsere Beweisführung, daß blasig strukturierte Körper mit mechanischer Notwendigkeit in ihrem Bau dem Vierstrahlertypus folgen.

Wir kommen nun zum zweiten Hauptteil unseres Gedankenganges, zur Anwendung der erkannten mechanischen Gesetze auf die organisierten Körper; wir müssen zusehen, ob diese Regeln der Mechanik auch innerhalb des lebenden Organismus ihre Geltung behalten.

Es ist dies eigentlich selbstverständlich, und wir haben ein Recht, es nach der Allgemeingiltigkeit der Naturgesetze a priori vorauszusetzen. Wir halten es aber doch für lohnend, einen Rundgang durch das Thatsachenarsenal der pflanzlichen und tierischen Gewebelehre zu machen. Lohnend und anziehend erscheint uns dies Unternehmen besonders deshalb, weil wir nur in die Fülle der bereits bekannten Thatsachen hineinzugreifen brauchen, um unser Schlußverfahren allerorts bestätigt zu finden. Es bedarf, wie gesagt, nur einer Erinnerung an bereits längst Bekanntes.

Wir hatten bereits darauf hingewiesen, daß wir in den organisierten Körpern blasigen Bau in dreifacher Hinsicht, blasige Gebilde von drei verschiedenen morphologischen Werten unterscheiden können: 1) die Zellen, 2) die Vakuolen und 3) das wabig gebaute Protoplasma selbst.

Beginnen wir mit den Zellen.

Bekanntlich sind die Pflanzen für die Betrachtung der Morphologie des Zellgewebes am instruktivsten. Bei ihnen ist die Differenzierung und Centralisierung nicht so weit fortgeschritten, wie bei den Tieren, die Zellen sind meist noch deutlich individualisiert, und ihre gegenseitige Abgrenzung durch Zellmembranen trägt nicht wenig zur Deutlichkeit der Bilder bei. Wurden doch auch von botanischer Seite die Zellen in ihrer Bedeutung als ele-

mentare Bausteine der Organismen zuerst erkannt, und auch der Vergleich der Zellen mit Blasen ist schon verschiedentlich gemacht worden.

Wegen ihrer Einfachheit besonders instruktiv sind die durch Vierteilung der Pollenmutterzellen entstehenden Gruppen von Pollenzellen, die Pollentetraden. Fig. 164 bringt 5 solcher Pollentetraden von Neottia nidus avis zur Anschauung, die alle aus derselben Anthere stammen. In jeder der 5 Gruppen sind die Zellen verschieden gruppiert, jedoch stets so, daß ihre Aneinanderlagerung mit den Regeln der Blasenspannung harmoniert. Die Anordnung der Zellen scheint also hier vom Zufall abzuhängen, jedoch werden von den physikalischen Kräften nur die Eventualitäten geduldet, welche mit ihren Gesetzen in Einklang stehen. Die Zellgruppen der Tetraden kann man ohne weiteres mit Blasengruppen vergleichen; so werden durch Figur 164 a, b, c verschiedene Spezialfälle unserer Blasengruppierung von Figur 151 realisiert, und Figur 164 e entspricht der Blasengruppe von Figur 150.

Ferner sind in erster Linie beachtenswert junge Pflanzenembryonen (Fig. 165), da bei ihnen die Zellen und ihre Gruppierung weder schon sekundär verändert, noch die Zellmembranen erhärtet sind. Sie sind dem modelnden und regulierenden Einfluß der Spannungskräfte noch vollkommen zugänglich, führen uns das Zellenbauwerk gleichsam in statu nascendi vor Augen.

Figur 167 giebt einen Querschnitt durch den Scheitel eines Embryo, der sich bereits auf einem fortgeschritteneren, vielzelligen Stadium befindet. Auch hier entspricht die Stellung der Zellwände noch den Blasengesetzen, obgleich Reihen älterer Wände (welche durch stärkere Zeichnung hervorgehoben sind) schon fest zu werden beginnen.

Figur 166 giebt eine schematische, perspektivische Darstellung (nach v. Kerner) des Markgewebes. Die Ähnlichkeit mit einem Blasengerüste ist so frappant, daß es eines Kommentares nicht bedarf.

Die nahe morphologische und physikalische Verwandtschaft zwischen Gerüsten, deren blasige Elemente sich gegenseitig polyedrisch aneinanderdrücken, und solchen, bei denen dieselben sich abrunden, wird durch die Stengelquerschnitte Fig. 168 *a*, *b*, *c* vortrefflich illustriert. Es wechseln hier Zellschichten mit an- und ineinander gedrängten polyedrischen Zellen in verschiedenen Abstufungen mehrfach mit solchen Schichten ab, deren Elemente abgerundet sind.

Endlich führe ich in Figur 169 a, b, c noch Querschnitte durch 3 Zellgewebsstücke vor, deren Zellkammern sich in den ersten Anfängen der Ausrundung befinden, die Wände bilden auf dem Querschnitt polygonale Figuren mit ausgerundeten Ecken. Ausserdem ist hier die Begünstigung der Ecken und Kanten durch den Ausrundungsvorgang noch an dem Verhalten der Intercellularen sehr schön zu sehen. Bei Figur 169 a haben sich erst in den Ecken und Kanten (die auf dem Querschnitt natürlich auch als Ecken erscheinen) Intercellulargänge angelegt. Erst bei stärkerer Entwickelung des Intercellularsystems spalten sich von ihnen aus die Wände (Fig. 169 b). Bei Figur 169 c sind endlich die Zellen in ihrem ganzen Umfange von Intercellularsubstanz umgeben.

Diese wenigen Beispiele aus dem Gebiete der pflanzlichen Gewebelehre mögen für uns genügen. Wer sich näher dafür interessiert, den verweise ich auf die bereits citierte gründliche und vorzügliche Behandlung des Gegenstandes in Berthold's Protoplasmamechanik, die wir wegen des verwandten Geistes geradezu als Schwesterarbeit betrachten möchten.

Der morphologischen Anschauung und der mechanischen Erklärung weniger leicht zugänglich sind die tierischen Gewebe; größere Centralisation infolge von weitergehender Differenzierung und weniger scharfe Abgrenzung der Elementarteile (Zellmembranen fehlen oder sind doch schwächer entwickelt als bei den Pflanzen) gegen- und ihre oft innige Verbindung miteinander sind die hauptsächlichen erschwerenden Umstände. Gleichwohl zweifeln wir aber nicht daran, daß die Betrachtung auch der tierischen Gewebe und Gewebsbildung von unseren Gesichtspunkten aus schöne Früchte zeitigen wird, wenn sich nur jemand findet, der vor der ernsthaften systematischen Inangriffnahme der seiner hier wartenden Aufgaben und Probleme nicht zurückschreckt. Natürlich wird man auch hier am besten von den verhältnismäßig einfachsten und durchsichtigsten Verhältnissen auszugehen haben; so erscheint es uns z. B. als eine lohnende Aufgabe, den Einfluß der Blasenspannung auf die Gruppierung der Furchungszellen im Beginne der embryonalen Entwickelung bei verschiedenen Tiergruppen zu studieren.

Also einige Belege für die Herrschaft der Blasenspannung im animalen Zellgewebe.

Als einfache und typische Bilder eines Zellgewebes sind die Epithelien schon lange bekannt und vielfach herangezogen. So ist das Plattenepithel der embryonalen menschlichen Epidermis

(Fig. 170) ein Mosaik von ziemlich regelmäßigen hexagonalen Bausteinen. Die Zellgrenzen folgen dem Vier- resp. (als Oberflächenbild) Dreistrahlertypus.

Das klassische Beispiel eines typischen Zell- und Blasengewebes im tierischen Körper ist das Chordagewebe (Fig. 171). Es zeigt die größte Übereinstimmung mit pflanzlichem Zellgewebe, gab es doch auch einen Hauptfingerzeig, die zunächst für die Pflanzen aufgestellte Zellentheorie auf die Tiere zu übertragen.

Figur 172 stellt Fettgewebe dar. Die durch die Fettablagerung stark aufgeblähten Fettzellen liegen abgerundet neben einander, und die dreieckige resp. tetraedrische Form ihrer Zwischenräume tritt deutlich hervor.

Figur 174 a und b giebt blasiges Bindegewebe eines Plathelminthen (nach A. Lang) auf 2 Stadien der Entwickelung wieder. In a sind die Zellen noch in ihrer ursprünglichen typischen Form erhalten, sie sind nach den Regeln der Blasenmechanik aneinander gelagert, ihre Grenzen folgen deutlich dem Vierstrahlertypus, die Vakuolenbildung im Inneren hat erst begonnen. Allmählich nimmt die Vakuolisierung enorm zu, jede Zelle ist von einer großen Vakuole aufgebläht, die im Verhältnis zum protoplasmatischen Zellkörper selbst eine ganz unverhältnismäßige Größe besitzt (b). Der letztere wird von der nunmehr die Hauptrolle spielenden Vakuole als dünner Beleg an die Zellwände gedrängt, so daß ein im Verhältnis zum ursprünglichen perverses Verhältnis resultirt. Die riesige Vakuole einer jeden Zelle hat die physikalische Rolle des Blaseninhaltes übernommen, und der beiderseitige Protoplasmakörper mit der Zellmembran in der Mitte fungiert als Zwischensubstanz resp. als Blasenwand.

Dieses blasige Bindegewebe halte ich deshalb für besonders wichtig, weil es uns, wie mir scheint, den Weg zum Verständnis von eigentümlichen Zellformen zeigt, wie sie besonders für die Gruppe der Binde- und Sekretgewebe chrakteristisch sind, also gerade diejenigen Gewebspartieen, die wir als hauptsächlichen Bildungsherd der Skelette anzusehen haben. Ich meine die sogenannten Sternzellen, nach der gewöhnlichen Auffassung Zellen, welche mehr oder weniger dicht in der massenhaften Zwischensubstanz eingebettet liegen und zackigen Ausläufern zum Ausgangspunkt dienen, die in Sarkodestränge auslaufen, durch welche die Zellen untereinander zusammenhängen. Durch diese Ausläufer erhalten die Zellen Sternform (Fig. 176 u. 177).

Ein wertvoller Übergang von dem blasigen Bindegewebe zu

den Sternzellen scheint mir in den sogenannten Blasenzellen der Spongien gegeben (Fig. 175 a, b, c). Figur 175 *a* stimmt in allen wesentlichen Punkten noch mit den Zellen des blasigen Bindegewebes (Fig. 174) überein, Auch Figur b macht noch den Eindruck einer durch eine riesige Vakuole exorbitant aufgetriebenen Zelle, denkbar wäre jedoch auch ihre Auffassung als Spindelzelle, deren beide Ausläufer sich zu einem Ringe vereinigen. Nach dem Querschnittsbild läßt es sich eben nicht ohne weiteres entscheiden, ob man es mit einer dünnwandigen Blase oder einem Ringgebilde zu thun hat; und doch entscheiden wir uns, ganz abgesehen von der morphologischen Vergleichung, unwillkürlich für das erstere. Weshalb dies? — Ich glaube, wir ergänzen uns, ohne uns dessen richtig bewußt zu werden, unser Ringgebilde deshalb im Geiste zu einer körperlichen Kugel, weil wir die Form einer kugelrunden Blase, die im Querschnitt als Ring erscheint, durch Blasenspannung sehr einfach erklären können und zu erklären gewohnt sind; das Zustandekommen eines Ringes können wir dagegen nicht ohne weiteres ableiten. — Figur *c* erkennen wir auch noch als Blasenzelle an, zugleich nähert sie sich aber durch ihre Ausläufer schon den Sternzellen. Ein vollständiges Mittelding zwischen Blasen- und Sternzellen ist nun vollends der in Figur 175 d dargestellte Komplex von Bindegewebszellen. Auf den ersten Blick hin glauben wir einen Komplex von „Sternzellen“ vor uns zu haben. Nehmen wir das Bild näher in Augenschein, so bemerken wir in der „Spindelzelle“ rechts oben eine Vakuolenblase, dies ist nichts weiter Auffallendes. Weiter sehen wir, daß die mittlere „Zelle“ des Komplexes in ihrer unteren Partie durch eine größere Vakuolenblase aufgetrieben ist; betrachten wir noch unter diesem Eindrucke die rechte Wand dieser Vakuole, so sehen wir, daß von ihr eine weitere Wand, offenbar die Zwischenwand von zwei angrenzenden größeren Vakuolenräumen ausgeht; das in Rede stehende System dieser Zwischenwände ist, wie es die Blasenspannung verlangt, dreistrahlig: in der gemeinsamen Zwischenkante stoßen 3 Zwischenwände zusammen, die 3 Blasenräume voneinander scheiden. Überschauen wir jedoch nun wieder einmal das Gesamtbild des Komplexes vom Eindrucke des „Sternzellengewebes“ aus, so kommen wir plötzlich in Verlegenheit. Wir können keinen Unterschied herausfinden zwischen dem betrachteten dreistrahligen Zwischenwandsystem und den dreistrahligen „Sternzellen“ des Komplexes unten, rechts und links darüber, außer daß die letzteren etwas stärker entwickelt sind. Während uns bei unserer vorher

angestellten Einzelbetrachtung unser Beobachtungsgebiet ohne weiteres als Querschnittsbild eines Zwischenwandsystems von Vakuolenblasen feststand, sind wir jetzt wieder zweifelhaft. —

Unserer Ansicht nach besteht denn auch zwischen Blasen- und „Sternzellen" kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied, unsere Auffassung der Sternzellen ist die folgende. Wir denken uns den Prozeß, welcher zur Entstehung des blasigen Bindegewebes (Fig. 174 b) führte, noch weiter fortschreitend, die Vakuolen werden sich immer mehr und mehr ausdehnen, und die Zwischensubstanz, die protoplasmatischen Zellkörper, nimmt im Verhältnis immer mehr ab. Das schließliche Endresultat ist ein großblasiges Blasengerüst mit sehr dünnen Zwischenwänden, nur in den Ecken und Kanten der Blasenräume haben sich nach den (oben erörterten) Regeln der Blasenmechanik etwas reichlichere Protoplasmamassen angesammelt, und hierhin haben sich auch die Kerne zurückgezogen. Als Querschnitt würde ein solches blasiges Bindegewebe mit dem Querschnittsbilde eines Sternzellengewebes vollkommen übereinstimmen und nicht von ihm zu unterscheiden sein, und wir glauben auch nicht, daß überhaupt ein Unterschied existiert. Das Sternzellengewebe ist unserer Ansicht nach weiter nichts als ein extrem blasig entwickeltes Binde- oder Sekretgewebe. Die Körper der sogenannten Sternzellen sind die quergetroffenen Ecken und Kanten mit stärkerer Protoplasmaansammlung, ihre Ausläufer die dünnen Zwischenwände der Blasenräume. Hieraus ergiebt sich als wichtige Konsequenz eine veränderte morphologische Auffassung des „sternzelligen" Bindegewebes. Die Zellen liegen nicht innerhalb der Grundsubstanz, die sie nach außen hin abgeschieden haben, sondern die Grundsubstanz liegt innerhalb der durch sie blasig mächtig aufgetriebenen Zellen; sie ist kein intercelluläres, sondern ein intracelluläres Sekret. Naturgemäß geht dann auch die Grenze zwischen zwei „Sternzellen" nicht quer durch die als deren Verbindungsstrang erscheinende Blasenzwischenwand, sondern dieselbe ist, falls sie überhaupt noch ausgeprägt ist, eine die letztere in deren ganzer Ausdehnung durchsetzende und in 2 Lamellen spaltende Scheide, von denen die eine zu der einen, die andere zu der anderen der beiden in der Zwischenwand aneinander grenzenden Blasenzellen gehört. Ebenso wären dann natürlich auch die sternförmigen Protoplasmakörper, eben die „Sternzellen", keine einheitlichen

Zellen, sondern gehören als Kanten und tetraedrische Ecken des Blasengerüstes zu ebensoviel Zellen, als in ihnen Blasen zusammenstoßen. Um sich alles dies anschaulich klar zu machen, braucht man nur Fig. 175 mit der darüber stehenden Fig. 174 b zu vergleichen; bei dem in Fig. 174 b dargestellten blasigen Bindegewebe sind die Verhältnisse noch ohne weiteres klar und leicht durchschaubar; bei Fig. 175 b sind die Verhältnisse dieselben geblieben, nur extremer entwickelt und etwas verwischt und deshalb nicht so unmittelbar einleuchtend.

Die Berechtigung dieser unserer Auffassung des „Sternzellengewebes“ ist dieselbe, wie bei der Deutung der Blasenzellen. Das „Sternzellennetz“ folgt dem Vierstrahlertypus resp. als Querschnittsbild Dreistrahlertypus, seine Knotenpunkte sind zum größten Teil Dreistrahler und Doppeldreistrahler (meist mit sehr kurzem, gemeinsamem Verbindungsbalken) (Fig. 175—177). Es kommen zwar auch zahlreiche abweichende, mehrstrahlige Sterne vor, in bezug auf solche Abweichungen muß man aber immer bedenken, daß einmal die mehr oder weniger zähe Konsistenz der in Betracht kommenden Bindegewebe der Blasenspannung den Ausgleich sekundär verschobener und veränderter topographischer Verhältnisse erschweren, stellenweise unmöglich machen wird, und dann, daß die bisherigen Erforscher und Darsteller der uns hier beschäftigenden Befunde gerade den uns von unserem neu gewonnenen Gesichtspunkte wichtig erscheinenden Punkten keine besondere Aufmerksamkeit zugewandt haben. Im großen und ganzen, wenn man mit der unvollkommnen Anschaulichkeit der Querschnittsbilder rechnet, ist aber der Vierstrahlertypus nicht zu verkennen (Fig. 175—177). So ist das Vorherrschen von dreistrahligen Protoplasmakörpern nur natürlich, denn ein Tetraeder wird auf dem Querschnitt meist als Dreieck erscheinen, in gewissen Richtungen getroffen auch als spindelförmiger Körper mit zwei Ausläufern. Ebenso wie für die kugelrunde Blasenform, so kennen wir auch für die Formen des Vierstrahlertypus nur eine bewirkende Ursache und hinreichende Erklärung, die Blasenspannung. Wenn wir uns daher einigermaßen in die Gesetzmäßigkeiten der Flüssigkeitsmechanik und die Morphologie des Vierstrahlertypus hineingedacht haben, so werden wir uns das dem letzteren folgende Netz der „Sternzellen“ ebenso unwillkürlich zu einem körperlichen Blasengerüst resp. Wabenwerk ergänzen, wie einen regelmäßig kreisrunden Ring zu einer blasenförmigen kugelrunden Zelle; und das, wie mir scheint, mit Recht.

Es war uns gelungen, den Vierstrahlertypus als Folgeerscheinung der Blasenspannung nachzuweisen und zu erklären; wir sind auch berechtigt, das Schlußverfahren umzukehren, und aus dem Vorhandensein der Vierstrahlermorphologie auf blasigen Bau zu schließen. Es liefert uns dieses Beispiel einen neuen Beweis für die Fruchtbarkeit der Einführung mechanischer Gesichtspunkte in die Biologie, indem wir in dem vorliegenden Falle durch unsere Methode zu einer naturgemäßen und befriedigenden Auffassung einer weit verbreiteten Gewebsform geführt wurden. Natürlich ist für unsere Auffassung die empirische Bestätigung zu erwarten, und es ist der künftigen Forschung als ein lohnender Einsatzpunkt anzuempfehlen, zu untersuchen, in welchem Umfange bei den Bindegeweben blasiger Bau und Blasenspannung eine Rolle spielen.

Wenden wir uns nunmehr der Betrachtung der Vakuolengerüste zu.

In den Blasenzellen hatten wir bereits einen uns von den Zellen zu den Vakuolen überleitenden Spezialfall von Vakuolisation; jede Zelle wurde durch e i n e e i n z i g e, riesige Vakuole zur Blase aufgebläht, deren Wand von dem Sarkodeleib der Zelle gebildet wurde; jede Vakuolenblase hat in diesem Falle den morphologischen Wert einer Zelle. Dasselbe Verhältnis der Vakuolisation finden wir in großer Verbreitung bei pflanzlichen Gewebszellen. Dieselben, in der Jugend von einem soliden Protoplasmakörper erfüllt, werden mit zunehmendem Alter durch eine oder mehrere miteinander konfluierende Vakuolen mächtig ausgedehnt, so daß das Protoplasma oft nur einen dünnen Wandbeleg, den sogenannten Primordialschlauch, bildet. Die Zwischenwände eines solchen Pflanzengewebes bestehen dann aus den Protoplasmalagen der beiderseitigen aneinander stoßenden Zellen, welche die, meist gemeinschaftliche, Zellmembran zwischen sich fassen.

Meist sind jedoch mehrere, sehr zahlreiche Vakuolen im Plasmakörper einer vakuolisierten Zelle vorhanden, das schaumige Gerüst der protoplasmatischen Zwischenwände der Vakuolen folgt dann denselben Gesetzen der Blasenspannung und somit auch dem Vierstrahlertypus. Solcher vakuolisierter blasiger Bau des Zellkörpers ist sowohl bei pflanzlichen, als auch bei tierischen (Fig. 179 a u. b) Gewebszellen verbreitet, ohne Frage die größte Rolle spielt er aber bei den R h i z o p o d e n, und ganz besonders ist er gerade für diejenige Abteilung derselben charakteristisch, bei der der Vierstrahlertypus auch im Skelettbau zu klassischer Vollendung gelangt, bei den Radiolarien (Fig. 42, 44, 49, 51, 53—56,

58—62, 94, 180—182, 186, 230, 272, 275). Der Kausalzusammenhang dieser Thatsache ist klar, wir werden bald näher auf ihn einzugehen haben.

Das Calymma ist keine Bildung sui generis, sondern als eine einfache Weiterbildung des vakuolisierten Exoplasma der Heliozoen aufzufassen. Schon bei den Heliozoen zeichnet sich das Exoplasma vor dem Entoplasma häufig durch größere Vakuolen aus (Fig. 58), bei den Radiolarien haben sich die Vakuolen des Exoplasma noch mehr vergrößert, ihr Inhalt hat oft mehr oder weniger gallertige Beschaffenheit angenommen, während das Protoplasma, dessen Masse nicht in dem gleichen Maße mit zugenommen hat, als zartes Wabengerüst die voluminösen Sekretmassen durchzieht. — Hiergegen scheint Haeckel und mit ihm viele der früheren Autoren anzunehmen, daß das Protoplasma das Calymma in Form eines Netzwerkes von Strängen durchsetze. Dieser Ansicht giebt Haeckel wenigstens noch neuerdings in seiner „Allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien" mehrfach klaren Ausdruck. Nach ihm beteiligen sich an dem Aufbau des extrakapsularen Radiolarienkörpers folgende Bestandteile: „1. die Sarcomatrix oder der Mutterboden des Exoplasma, welcher als zusammenhängende Sarkodeschicht die Centralkapsel umhüllt und vom Calymma trennt; 2. das Sarcoplegma oder das gerüstartige Netzwerk des Exoplasma, welches sich in der Gallertsubstanz des Calymma ausbreitet; 3. das Sarcodictyum oder des Sarcode-Netz an der äußeren Oberfläche des Calymma; und 4. die Pseudopodien oder Scheinfüßchen, welche sich aus letzterem erheben und frei in das Wasser ausstrahlen" (loc. cit. pag. 50). Abgesehen davon, daß durch diese Auffassungsweise das Calymma die so nahe liegenden Beziehungen zu den verwandten Verhältnissen bei Heliozoen und anderen Rhizopoden verlieren würde, können wir, daß wir es in dem Exoplasma der Radiolarien wirklich mit einem System geschlossene Blasenfächer voneinander trennender Wände, nicht mit einem Netzwerke von Strängen zu thun haben, daraus schließen, daß die in Querschnitten von Radiolarienkörpern erscheinenden Netzbilder, wie gesagt, alle Characteristica von durch Blasenspannung gebildeten Systemen deutlich zur Schau tragen; wir haben hier einen dem soeben behandelten „Sternzellengewebe" ganz analogen Fall. Übersetzen wir Haeckel's Schilderung vom Baue des Calymma in unsere Auffassungsweise, so ist sein Sarcoplegma der Komplex der in der Ansicht quergetroffenen Kanten und Wände des Blasengerüstes, sein Sarcodictyum das Netz der Kanten und optisch verkürzten radialen Wände der äußersten Blasenschicht, denn es ist leicht verständlich, daß, wenn man senkrecht von oben auf die Oberfläche eines dünnwandigen Blasenwerkes herabsieht, ebenso wie auf dem optischen Querschnitt ein Netzbild entstehen muß, da man durch die dünnen tangentialen Blasenwände, ohne sie gewahr zu werden, hindurchsieht. Trotz des netzförmigen Sarcodictyumbildes zweifeln wir daher auch nicht daran, daß die Sekretmassen des Calymma nirgends frei liegen, sondern auch an der Oberfläche des Radiolarienkörpers von zarten protoplasmatischen Blasenwänden überzogen werden. — Haeckel hat sich

offenbar, dem bloßen Augenscheine folgend, sein Bild von dem Baue des extrakapsulären Radiolarienkörpers entworfen, ohne sich mit der Deutung der optischen Befunde lange aufzuhalten und der Sache überhaupt besonderes Gewicht beizulegen. Wir halten es begreiflicherweise für nötig, die in Rede stehenden Verhältnisse klarzustellen, da wir zur Erkenntnis ihrer fundamentalen Wichtigkeit für das ganze mechanisch-morphologische Verständnis des Baues des Sarkodekörpers und, wie wir gleich sehen werden, noch mehr der Skelette unserer Rhizopoden gelangt sind. — Zuweilen bringt Haeckel sein Sarcoplegma in unmittelbare Beziehung zu den Pseudopodien, indem er es als den Komplex der „intracalymmaren Teile der Pseudopodien" hinstellt. Die Pseudopodien zerfielen hiernach in zwei Teile, einen intracalymmaren, von der Sarcomatrix bis zur äußeren Oberfläche des Calymma verlaufenden und einen extracalymmaren, von hier frei in das Wasser ausstrahlenden Teil, das Pseudopodium im engeren, gewöhnlichen Sinne. Es ist dies als eine Konsequenz seiner irrtümlichen Auffassung des Baues des Radiolarienkörpers leicht zu verstehen, wir können von unserem Standpunkte aus einer solchen Gleichsetzung von intracalymmaren Sarcodeteilen und Pseudopodien natürlich nicht das Wort reden, da das Blasengerüst der ersteren unter dem Einfluß der Blasenspannung, also ganz anderer hydromechanischer Verhältnisse steht, wie die freien Sarkodestränge der Pseudopodien. Wir werden dies bei der Bildungsmechanik der Kieselgerüste noch zu würdigen haben, indem wir einen prinzipiellen Unterschied zwischen in der Sarkode der Vakuolengerüste abgeschiedenen und innerhalb von Pseudopodien gebildeten Skelettteilen zu konstatieren haben werden. — Sehr häufig sind die Vakuolenblasen des Calymma so deutlich ausgeprägt, daß sie als solche unmittelbar erkennbar sind. Dieser Befunde gedenkt denn auch Haeckel, jedoch in folgendem Sinne: „Die extracapsulare Gallerthülle erscheint bei allen Radiolarien ursprünglich insofern strukturlos, als dieselbe eine homogene wasserklare Ausscheidung des Exoplasma darstellt und weder Fasern, noch anderweitige geformte Bestandteile enthält. Dagegen kommen später in einigen Gruppen bestimmte Strukturverhältnisse sekundär zur Ausbildung. Das häufigste und auffallendste von diesen ist die Alveolarstruktur, welche durch die Entwickelung zahlreicher Vakuolen oder Alveolen im Extracapsulum bedingt ist. Das Calymma nimmt infolgedessen eine auffallend schaumige Beschaffenheit an und erscheint aus großen, hellen, dünnwandigen Blasen zusammengesetzt; so besonders bei den Collodarien und bei vielen großen Phäodarien, besonders den Phäocystinen" (loc. cit. pag. 43—44). Haeckel betrachtet die Vakuolen des Calymma als sekundäre Gebilde, nach unserer Überzeugung beruht die Entstehung und das ganze Wesen des Calymma auf Vakuolenbildung. Das nach Haeckel gleichartige, vakuolenfreie Calymma wird ein solches sein, bei welchem die protoplasmatischen Zwischenwände sehr dünn sind und so optisch den Eindruck von dünnen Strängen machen. Ist dagegen die Sarkodemasse reichlicher vorhanden, so können sich die Gallertvakuolen des Calymma abrunden und treten dann deutlich als Blasen hervor. —

Es liegt uns natürlich fern, abstreiten zu wollen, daß sich in der Masse des Calymma auch sekundär Vakuolen bilden können, ebenso halten wir es nicht nur für möglich, sondern sogar für höchst wahrscheinlich, daß das Calymma nebenbei auch hie und da von Sarkodesträngen durchzogen wird, dies ändert aber nichts an der prinzipiellen Differenz der Standpunkte — denn was wir für primär und hauptsächlich halten, hält HAECKEL für sekundär und nebensächlich, und umgekehrt — und diese scharf zu formulieren, hielten wir zur Klärung der Situation im Hinblick auf die Wichtigkeit der Sache für angebracht.

Endlich wird es nach neueren Untersuchungen, besonders von BÜTSCHLI [1]), mehr und mehr wahrscheinlich, daß auch das Protoplasma selbst in seinem Innern wabigen oder schaumigen Bau besitzt. Wir stehen den Untersuchungen und der Auffassungsweise BÜTSCHLI's sehr sympathisch gegenüber. Zu Gunsten der Auffassung BÜTSCHLI's scheint uns, abgesehen von den bereits vorliegenden thatsächlichen Beobachtungsresultaten, besonders auch der Umstand zu sprechen, daß man mit den bekannten chemischen und physikalischen Kräften einen blasigen Bau genetisch viel leichter erklären kann, wie etwa eine Netzstruktur. Wie sich in einer ursprünglich gleichmäßigen Masse durch Entmischung Tropfen ausscheiden und durch ihre allmähliche Vergrößerung blasigen resp. wabigen Bau veranlassen können, ist leicht verständlich und von BÜTSCHLI selbst an seinen Ölseifenschaumtropfen sehr schön demonstriert worden. — Das System der Wände der Protoplasmawaben folgt, wie es nicht anders zu erwarten ist, denselben Gesetzen der Blasenspannung und mithin auch dem Vierstrahlertypus, deren Herrschaft wir schon in der anorganischen und organischen Natur überall nachweisen konnten; als Beispiele mögen die Figuren 183 und 184 dienen, die Darstellungen von zwei der von BÜTSCHLI auf ihren Bau neuerdings untersuchten Bakterien. Wir sind auch der festen Überzeugung, daß viele beschriebenen Netzstrukturen des Protoplasma auf Wabenstruktur und denselben Beobachtungs- resp. Deutungsfehler zurückzuführen

---

1) O. BÜTSCHLI, Müssen wir ein Wachstum des Plasmas durch Intussusception annehmen? Biolog. Centralbl., Bd. VIII, 1888, S. 161—164.

— —, Über die Struktur des Protoplasmas. Verhandl. des naturhist. akad. Ver. zu Heidelberg., N. F. Bd. IV, 1889. Referat hierüber (von J. H. LIST in Graz) im Biolog. Centralbl., Bd. IX, 1889, S. 560—563.

— —, Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig, 1890.

sind, dem wir schon bei der Deutung des „Sternzellengewebes“ und des Sarcoplegma der Radiolarien begegneten. Eine große Zahl von in der Litteratur verstreuten Darstellungen von Protoplasmanetzen zeigen mehr oder weniger klar den Vier- resp. Dreistrahlertypus, als besonders deutliches Beispiel gebe ich die Darstellung des „Plastinnetzes“ eines Zellkernes nach Carnoy (Fig. 185). Gerade auf dem außerordentlich schwierigen Beobachtungsfelde der Protoplasmastrukturen, wo man der Gefahr der Sinnestäuschungen, besonders des Übersehens dünnster Blasenhäutchen so vielfach ausgesetzt ist, glauben wir unsere Methode des Rückschlusses von der morphologischen Konfiguration des Bildes auf den körperlichen Bau eines Gebildes, also in diesem Falle von dem Vierstrahlertypus auf blasigen Bau, als die Untersuchung leitendes und unterstützendes Hilfsmittel empfehlen zu sollen. Sie ist logisch und physikalisch gut begründet, und wir zweifeln nicht, daß sie viele Fragen zu Gunsten des wabigen Baues, also zu Gunsten Bütschli's entscheiden helfen wird.

Wir sehen also, daß sich dieselben physikalischen Befunde und unwandelbaren Gesetze durch das ganze organische Reich hindurchziehen, eine Erkenntnis, die uns für ein weites Gebiet von Erscheinungen einen höheren allgemeinen Standpunkt gewinnen hilft, der unserem Kausalbedürfnis eine große Befriedigung verschafft.

Nunmehr sind wir genügend vorbereitet, um zum dritten Hauptteil unseres Gedankenganges, zur Anwendung der erhaltenen Resultate auf die Skelettbildung übergehen zu können. Das Schlußverfahren ist überaus einfach, um nicht zu sagen selbstverständlich. Wir hatten erstens gesehen, daß die Blasenmechanik den Vierstrahlertypus bedingt, zweitens hatten wir gesehen, daß die organisierten Körper ganz allgemein und in mehrfacher Beziehung blasig strukturiert sind und von denselben Gesetzen der Blasenspannung beherrscht werden, hieraus ergiebt sich drittens in bezug auf die Skelettbildung mit Notwendigkeit der Schluß: Die Skelettsubstanz wird von und in der lebenden Substanz abgeschieden, die Skelette entstehen durch Verkalkung, Verkieselung oder Verhornung organischer Teile; da nun die letzteren in ausgebreitetem Maße von den Gesetzen der Blasenspannung beherrscht werden und diese den Vierstrahler-

typus bedingen, so werden auch die Skelette, die die ihrer Bildung zu Grunde liegenden organischen Teile und deren Formen gleichsam im versteinerten Zustande konservieren (Fig. 186), nach dem Vierstrahlertypus gebaut sein. Daß sie nach dem Vierstrahlertypus gebaut sind, haben wir im morphologischen Teile dieses Abschnittes für Polycystinen-, Spongien- und Echinodermenskelette schon ausführlich gezeigt, hier im ätiologischen Teile können wir die kausale Erklärung dieses Befundes geben.

Die Skelette der drei Organismengruppen der Polycystinen, Spongien und Echinodermen haben wir zu einem eigenen Gerüstbildungstypus, eben dem Vierstrahlertypus, vereinigt, wegen der dominierenden Rolle, die bei ihnen der Vierstrahlerbau spielt, der ihrer Genese und ihrem Bau den ganzen Charakter aufprägt. Wie es sich im Hinblick auf die universelle Verbreitung des blasigen Baues nicht anders erwarten läßt, macht sich der Vierstrahlertypus aber auch an den Gerüsten anderer Organismengruppen, besonders der Phäodarien, Acantharien und Thalamophoren, geltend, kommt hier nur nicht in dem Maße zur Geltung und maßgebenden Herrschaft. Um so interessanter ist es aber gerade, das Auftauchen des Vierstrahlertypus in analogen Formverhältnissen an verschiedenen weit von einander abgelegenen Punkten des Systems zu beobachten, und wir werden daher auch diesen Vorkommnissen in unseren folgenden Betrachtungen unsere besondere Beachtung schenken.

Bei den verschiedenen Organismengruppen treffen wir den Gerüstbildungstypus der Vierstrahlerskelette auf verschiedener Höhe der Ausbildung an.

Bei den Spongien kommt es nur zur Bildung einzelner Spicula (Fig. 68—83), die wohl sekundär und äußerlich untereinander verkittet werden können (Fig. 84 u. 85) oder mechanisch ineinander greifen, nie aber zu genetisch einheitlichen, aus einem Gusse gefertigten und mannigfaltig gebauten Skeletten. Diese relativ niedere Ausbildung des Gerüstbaues erklärt sich leicht aus der Organisation und dem Körperbau der Spongien. Die Energie und Mannigfaltigkeit der innerhalb eines Schwammes sich abspielenden vitalen Prozesse ist im Verhältnis außerordentlich gering, und auch die Kräfte der Außenwelt werden in den meist massigen Körper nur unvollkommen eindringen und so ihren variierenden Einfluß geltend machen können; kein Wunder, daß

die innerhalb solcher trägen Gewebskörper verlaufende Gerüstbildung sich relativ einförmig gestaltet.

Auch bei den Echinodermen kommt der Vierstrahlertypus im Verhältnis nur wenig zur Geltung, rein und in allerdings klassischer Weise nur bei der ersten Anlage der Skelettelemente (Fig. 86—92) und dann in der einförmigen, gleichmäßig spongiösen Struktur der ausgebildeten Skeletteile (Fig. 178), während das Skelett in seinen äußeren makroskopischen Formen, in seinen einzelnen Teilen sowohl wie auch als aus diesen zusammengesetztes Ganze als kompliziertes Produkt der Anpassung an die Organisation eines hochstehenden Organismus imponiert. In den Echinodermen haben wir das den Spongien entgegengesetzte Extrem, bei diesen steht die Skelettbildung auf einer niederen Stufe wegen der Indifferenz und Einförmigkeit ihrer Bedingungen, bei jenen werden die den Vierstrahlertypus bedingenden elementaren Kräfte und Verhältnisse übertäubt und zurückgedrängt durch eine hoch gesteigerte spezifische Lebensthätigkeit, welche die ersteren nur während der einfacheren Anfangsstadien der Entwickelung und bei dem elementaren inneren Aufbau des Skelettes zur Geltung kommen läßt.

Wie in vielen Fällen, so erweist sich auch für die Vierstrahlergerüste die Mittelstraße als die beste, und diese finden wir bei den Rhizopoden. Bei den kleinen Sarkodekörpern dieser Protisten ist das Wechselspiel der physikalisch-chemischen Kräfte des Körperinneren und der Außenwelt ein überaus reges und wechselvolles, und dabei ist die spezifische Organisation und Lebensenergie noch so niedrig und gering, daß den elementaren Bildungsfaktoren noch ungestörter Spielraum bleibt. So entfaltet sich denn auch bei diesen ihrem ganzen Wesen nach noch auf der Grenze zwischen anorganischer und organischer Natur stehenden Urwesen der Typus der Vierstrahlergerüste zu einer ganz erstaunlichen Blüte (vergl. die Figg. 93—147 u. 186—223). Daher werden uns auch im Folgenden, wo wir uns die Aufgabe gestellt haben, den Vierstrahlertypus in seinen verschiedenen Erscheinungsweisen an den Skeletten mechanisch zu begreifen, die Rhizopoden am meisten beschäftigen. Hierzu kommt noch, daß wir bei den einzelligen Rhizopoden das Wesen und die Wertigkeit der blasigen Elemente, die der Bildung der Vierstrahlergerüste

zu Grunde liegenden Verhältnisse des Weichköpers, genau kennen: Daß Vakuolen bei den Protisten zu den verbreitetsten Erscheinungen gehören, daß der Sarkodekörper gerade der Protisten, bei denen die Vierstrahlergerüste die größte Rolle spielen, der Radiolarien, von Vakuolenblasen ganz durchsetzt und aufgebläht ist, ist eine längst bekannte Thatsache. Das Protoplasma bildet bei ihnen die Zwischenwände der dicht gedrängten Vakuolen, ist in Form eines Zwischenwandgerüstes eines Blasenkomplexes vorhanden und folgt als solches wie jedes Blasengerüst den Gesetzen der Blasenmechanik, aus denen sich, wie oben gezeigt wurde, der Vierstrahlertypus ergiebt — hierauf wurde bereits genügend hingewiesen und kann man sich durch Beobachtung jederzeit leicht davon überzeugen — die in dem so gebauten Protoplasma auftretenden Verkieselungen, Verkalkungen oder Verhornungen, kurz die Skelettbildungen jeder Art müssen somit natürlich auch den Regeln des Vierstrahlertypus folgen (Fig. 186); — klarer können wohl die Verhältnisse nicht liegen. —

Daß die bei der Skelettbildung in Betracht kommenden Verhältnisse bei den differenzierten Geweben der mehrzelligen Organismen komplizierter sind, ist natürlich. Eimal treten hier die Blasenelemente, wie wir sahen, in drei verschiedenen morphologischen Wertigkeiten auf, und dann können die Verhältnisse auf jeder der drei histologisch-morphologischen Wertigkeitsstufen, bei dem wabigen Protoplasma, den Vakuolengerüsten und den Zellgeweben, wieder verschieden sein. Außerdem ist noch folgender Punkt in Betracht zu ziehen: wo die Skelettbildung auch stattfinden mag, kann sich der Einfluß der Blasenspannung auf sie äußern. Ein Skelettteil kann sich zuerst im Anschluß an die Protoplasmawaben anlegen, nach einiger Vergrößerung tritt er in Beziehung zu dem Gerüst der Vakuolenwände, und wird ihm selbst seine Bildungszelle zu klein, so rückt er zwischen die Zellen des Gewebes ein, überall unterliegt er denselben formativen Kräften der Blasenspannung. Es ist wenigstens sehr leicht möglich, daß bei mehrzelligen Organismen eine solche Wanderung stattfindet (vergl. Fig. 86), daß ein Skelettteil während des Verlaufes seiner Bildung die 3 (oder nur 2) Stufen der organischen Blasensysteme durchwandert, von der niederen der nächsthöheren Stufe

überwiesen wird[1]). — Die spezielle Untersuchung und Feststellung dieser verschiedenen in Betracht kommenden histologischen Verhältnisse überlassen und empfehlen wir anderen Forschern. Wir glauben, daß sich hier der künftigen Forschung ein weites und fruchtbares Gebiet eröffnet. Auf dem Gebiete der Histologie ist zwar, und gerade in der letzten Zeit, schon viel und gründlich gearbeitet worden, bisher aber unseres Wissens noch nicht mit den von uns hier angeregten Gesichtspunkten im Auge, und hierauf kommt viel an, denn ohne allgemeine Direktive geht man selbst beim gründlichsten Untersuchen an wertvollen Thatsachen vorbei, und wenn sie gleich dicht am Wege liegen.

Wir begnügen uns hier in unseren „Prinzipien der Gerüstbildung" natürlich damit, den Vierstrahlertypus im Prinzip auf die Mechanik der Blasenspannung begründet zu haben.

Wir hatten bereits oben gesehen, was bei Vorhandensein von überschüssigem Zwischenwandmateriale in einem Blasenkomplexe geschieht: das Material hat das Bestreben, in erster Linie die Ecken und in zweiter Linie die Kanten auszufüllen, während die Wände zunächst noch nicht und erst in dritter Linie in Betracht kom-

1) Wie wir in unserer geschichtlichen Einleitung sahen, machte F. E. Schulze seiner Zeit den Versuch, die drei- und vierstrahligen Formen der Spongienspicula aus dem anatomischen Bau der Spongienkörper zu erklären, indem er schloß, für einen von runden Poren resp. kugeligen Geißelkammern durchsetzten Weichkörper seien drei- resp. vierstrahlige Spicula die zweckmäßigste Stütze, woraus sich „vom Standpunkte des Nützlichkeits- und somit auch des Selektionsprinzipes das Auftreten" dieser Spiculumformen bei den Spongien erkläre. Wir konnten mit diesem Erklärungsversuch zunächst im Prinzip deshalb nicht übereinstimmen, da wir die Erklärung eines Bildungsvorganges durch das Selektionsprinzip für unmöglich halten. Andererseits glauben wir jedoch allerdings, daß die runden Poren und Geißelkammern ein Moment sind, welches speziell für die Spongien eine weitere Begünstigung des Vierstrahlertypus bei der Skelettbildung bedingt, aber in rein mechanischer oder sogar stereometrischer Weise. Das von dem Körpergewebe ausgefüllte Zwischenraumsystem zwischen den in Rede stehenden runden Körperhöhlen des Spongienkörpers zeigt ebenso den Bau des Vierstrahlertypus wie das Zwischenwandsystem zwischen runden Blasen, und natürlich giebt sich derselbe dann auch in der Gestalt der zwischen den Poren oder Geißelkammern sich bildenden Spicula kund. Die Spicula gestalten sich konform den ihnen zum Wachstum zur Verfügung stehenden Raumverhältnissen; ob hierdurch für die Bedürfnisse des Spongienkörpers zweckmäßige Einrichtungen entstehen oder nicht, kommt hierbei zunächst gar nicht in Betracht.

men. Wir wählten als einfachstes, typisches Beispiel einen frei schwebenden Komplex von 4 gleich großen Blasen, die dann in einem regulären Vierstrahler zusammenstoßen (Fig. 150). Bei Vermehrung des Wandmateriales wird in diesem Falle (vollständig typisch würden sich die Verhältnisse natürlich nur nach Aufhebung der Schwerkraft darstellen) zunächst um den Radiationspunkt des Kantenvierstrahlers ein Tetraeder mit eingebauchten Flächen entstehen (Fig. 158), greift dann bei weiterem Materialzufluß die Anlagerung auch auf die Kanten über, so entsteht aus dem Tetraeder ein Vierstrahler mit dreikantigen Armen (Fig. 158). Die Kanten der Arme entsprechen den im Vierstrahler zusammenstoßenden Blasenwänden: zwischen je 2 Armen spannt sich eine Blasenwand aus, jede der 3 Kanten eines Armes setzt sich in die entsprechende Kante des anstoßenden Armes fort. In einem solchen Vierstrahler sind alle Grundeigentümlichkeiten des Vierstrahlertypus schon vertreten.

Konform diesem Typus gestaltet sich auch die Skelettbildung. Entsprechend der durch den Blasenmechanismus gegebenen Bevorzugung der Kanten findet sie auch vorzüglich im Verlaufe des Kantengerüstes statt (denn es ist leicht verständlich, daß da, wo die Sarkode am stärksten angesammelt ist, auch die Lebensenergie, die Prozesse des Stoffwechsels, die Sekretion von Skelettsubstanz am kräftigsten sein wird), und wo die Skelettbalken und -stacheln überhaupt kantig sind, sind sie, besonders bei Polycystinen, dreikantig (Fig. 99, 100, 102—104, 108, 109, 163, 191, 205, 206, etc.).

Die oben (S. 303) geschilderte Anlage der Skelettteile der Echinodermen stimmt überraschend mit den Forderungen der Flüssigkeitsmechanik überein. Zuerst entsteht ein Tetraeder mit eingebauchten Flächen, dessen Ecken dann allmählich zu den Armen eines drei- oder vierstrahligen Spiculums auswachsen (Fig. 86, 87). —

Ist die Disposition zur Abscheidung von Skelettsubstanz geringer, so findet die Skelettbildung nur an einzelnen Stellen statt. Dies ist bei Organismen mit isolierten Spiculis der Fall. In der Regel nimmt der Prozeß in einem Radiationspunkt seinen Ausgang und greift von hier aus auf alle vier Kanten der betreffenden Partie des Blasengerüstes über, es entstehen dann vierstrahlige Spicula. Werden nur 3 Kanten in Mitleidenschaft gezogen, so entstehen Dreistrahler, und spielt sich der Prozeß nur im Verlaufe einer Kante ab, ohne einen Radiationspunkt zu überschreiten,

Stabnadeln. Die Länge der einzelnen Stacheln richtet sich natürlich einmal nach der Länge der Blasenkante, in welcher sie gebildet werden, dann aber auch nach der Länge der Strecke, auf welcher die Skelettbildung stattfindet, da nicht immer die ganze Kante dabei beteiligt zu sein braucht. Die Winkel, welche die aneinander stoßenden Stacheln zwischen sich fassen, ebenso wie eventuelle Krümmungen der letzteren sind von dem Größenverhältnis der anstoßenden Blasenräume abhängig; nach kleineren Blasen sind auch die Winkel kleiner und die Stacheln einander mehr genähert, nach größeren Blasen die Winkel größer und die Stacheln mehr divergent, eine Krümmung resp. Ausbiegung findet in der Richtung von den kleineren zu den größeren Blasenräumen statt. Es ist jedoch nicht nötig, auf diese bereits erörterten Gesetze der Blasenmechanik hier nochmals zurückzukommen, da es ein Leichtes sein wird, sich durch den Vergleich der auf Tafel XX gegebenen Auswahl von Spiculumformen mit den auf Tafel XXIV dargestellten Blasengruppen (vergl. auch besonders noch Fig. 186) in die Bildungsmechanik der Spicula hineinzudenken.

Ein Fortschritt in der Energie der Skelettbildung ist bei denjenigen Spiculis zu konstatieren, deren Bildung über das Gebiet eines Vierstrahlercentrums hinausgeht. Als typische und besonders bei Polycystinen häufige Form ist hier zunächst der Doppelvierstrahler zu nennen, ein Stab, der an jedem Ende in drei Stacheln ausläuft, d. h. mit anderen Worten zwei einen Zwilling bildende Vierstrahlerindividuen, denen ein Strahl gemeinsam ist (vergl. Fig. 93, 94, 101, 186 und die Blasengruppen, in die auch einige Doppelvierstrahler eingezeichnet sind). An die Doppelvierstrahler schließen sich Spicula mit 3, 4 und mehr, oft zahlreichen Radiationspunkten an, zahlreiche Beispiele dafür finden sich bei Spongien (Fig. 75, 79, 80), Echinodermen (Fig. 87, 92) und Polycystinen (Fig. 95, 98). Es brauchen natürlich nicht immer von jedem Radiationspunkte aus alle vier Strahlen in die Skelettbildung einzugehen, im Gegenteil kommt es häufig vor, daß nur 3 Stacheln von einem Punkte ausgehen, was dann das Bild einer dichotomischen Verzweigung der Skelettbalken hervorruft (vergl. die citierten Figg.).

In den polycentrischen Spiculis ist der Übergang zu einheitlichen Skeletten gegeben.

Ein Spiculum von Thalassoxanthium cervicorne (Fig. 95 a) repräsentiert bereits eine ansehnliche versteinerte Partie des Kantengerüstes des schaumigen Weichkörpers und von einer aus der-

artigen, untereinander verfilzten Spiculis gebildeten Hülle (Fig. 95) ist nur noch ein Schritt zu den einheitlichen spongiösen Skeletten, wie sie bei zahlreichen Radiolarien (Spumellarien Fig. 188, Nassellarien Fig. 133, und Phäodarien Fig. 189, 190) vorkommen. Beim Anblick eines solchen regellosen schwammigen Skelettes drängt sich einem schon unwillkürlich der Eindruck eines in seinen Kanten versteinerten Schaumes auf.

Hier schließen sich dann noch spongiöse Gerüstbildungen an, wie wir ihnen bei höheren Organismen verschiedentlich begegnen. In erster Linie ist hier der inneren spongiösen Netzstruktur der Echinodermenskelette (Fig. 178) zu gedenken; als zwei weitere Beispiele wollen wir den sogenannten Knorpelknochen (Fig. 173) und das Stützfasergerüst im Gallertgewebe der Medusen (Fig. 176), letzteres augenscheinlich durch Erhärtung von Partieen des „Sternzellengewebes" entstanden, anführen.

Die mehr oder weniger den ganzen Weichkörper durchsetzenden spongiösen Gerüste der Radiolarien sind jedoch den aus einer gleichmäßigen Gitterplatte bestehenden, den Weichkörper rings umschließenden Schalen gegenüber in der Minderzahl. Es frägt sich nun, wie wir uns das Zustandekommen solcher Schalen zu denken haben. Die Erklärung ist sehr einfach, wir brauchen auch hier nur an Bekanntes zu erinnern. — Die konzentrische Schichtung ist eine allgemeine, weit verbreitete Eigenschaft der Zellkörper [1]), die sich allerorts mehr oder weniger deutlich ausgeprägt konstatieren läßt. Ganz besonders charakteristisch ist der konzentrische Bau des Sarkodekörpers aber gerade für Heliozoen und Radiolarien (vergl. Fig. 42, 45, 46, 58—60, 62, 93—95, 233, 275). Die Schichtung beruht auf Unterschieden in der chemischen und morphologischen Beschaffenheit der Protoplasmalagen, und mit ihr geht eine geschichtete Lagerung auch der Vakuolen Hand in Hand. Gerade durch die Vakuolen tritt die Schichtung häufig erst deutlich hervor, indem sich die Vakuolen der einzelnen Schichten nach Größe und Anzahl verschieden verhalten: man kann groß- und kleinblasige; vakuolenreiche, vakuolenarme und homogene Schichten unterscheiden (vergl. die citierten Abbildungen). Die Verschiedenheit der Schichten ist besonders auch durch die verschiedenen Einschlüsse und Produkte derselben kenntlich. Besonders instruktiv ist in dieser Beziehung die Cuticulaschale der Radiolarien, die Centralkapsel. Die Centralkapselmembran bildet sich ausschließlich in einer ganz be-

1) Vergl. hierüber Berthold, Protoplasmamechanik.

bestimmten Schicht des Radiolarienkörpers, nur diese ist durch ihre spezifischen Eigenschaften hierzu befähigt. Ebenso findet in einer bestimmten Schicht vermöge des spezifischen Chemismus derselben die Aufspeicherung und Sekretion von Kieselsäure statt, in ihr kommt es zur Bildung der Schale. Findet die Schalenbildung spät statt, nachdem der Rhizopode seine endgiltige Größe schon ganz oder nahezu erreicht hat, so kommt es nur zur Abscheidung einer Schale. Anders ist es, wenn die erste Schale schon frühzeitig angelegt wird. Der Zellkörper dehnt sich dann durch Wachstum weiter aus, wächst durch die erste Schale hindurch, die so mehr und mehr in centrale Partieen, in das Innere des Weichkörpers zu liegen kommt, während die kieselabscheidende, skelettbildende Schicht als sich vergrößernde Hohlkugel peripherwärts über sie hinauswächst. Hat sich in ihr wieder genügend Kieselsäure angesammelt, so wird dieselbe als eine zweite Schale abgeschieden, und durch öftere Wiederholung dieses Vorganges können mehrere konzentrische Schalen gebildet werden. Die Kontinuität der Schalen wird durch Radialstacheln gewahrt, welche dem radialen Wachstum des Weichkörpers Schritt für Schritt folgen. Die Bildung einer Schale geschieht, wie schon früher erwähnt wurde, sehr schnell, so daß HAECKEL sogar von einem Lorikationsmoment redet; unvollendete Schalen (Fig. 108) gehören zu den Seltenheiten. Wahrscheinlich sammelt sich in der skeletogenen Protoplasmaschicht so viel Kieselsäure im gelösten Zustande an, als zur Bildung einer Schale erforderlich ist, die dann mit einem Male abgeschieden wird. Es ist bekannt, daß, wenn man eine heiße, übersättigte Lösung eines Salzes langsam erkalten und ungestört stehen läßt, sich ohne weiteres noch kein Salz abscheidet, es bedarf jedoch nur eines geringfügigen, zufällig eingreifenden Insultes, einer kleinen Erschütterung oder des Hineinfallens eines festen Gegenstandes, um das sofortige Auskrystallisieren des überschüssigen Salzes einzuleiten. Mit diesem Vorgange ist möglicherweise die Schalenbildung der Radiolarien verwandt. In der skeletogenen Schicht sammelt sich Kieselsäure bis zur Kapazitätsgrenze der Sarkode an, ist diese erreicht, so findet auf geringen Anstoß hin die Abscheidung statt, das in die skeletogene Schicht fallende, mit Kieselsäure gesättigte Netz der Zwischenwände der Protoplasmablasen versteinert plötzlich, etwa wie an einem Fenster Eisblumen anschießen. Ist die Sarkode hierdurch entlastet, so kann die Aufnahme von Skelettmaterial von neuem beginnen; unterdes wächst der Weichkörper und mit ihm seine skeletogene Schicht weiter, so daß nach

abermaliger Erreichung des Maximums der Aufnahme die zweite Schale in einiger Entfernung von der ersten gebildet wird. Es ist einleuchtend, daß eine solche ruckweise Schalenbildung eine notwendige Vorbedingung konzentrischer Schalensysteme ist, denn nur auf diese Weise können durch skelettlose Zwischenräume scharf voneinander getrennte Gitterplatten entstehen. Würde die Skelettbildung von dem Augenblicke der Bildung der ersten Schale an bis zur Beendigung des Wachstums gleichmäßig fortdauern, so würde ein zusammenhängendes, den Weichkörper gleichmäßig durchsetzendes Gerüstwerk resultieren, wie es bei den spongiösen Gerüsten auch thatsächlich der Fall ist.

Die durch Differenzierung bestimmter, promorphologischer Achsen von der homaxonen Grundform abweichenden Gerüstformen und deren Wachstumsverhältnisse, so die Diskoidschalen mit verkürzter, die Prunoidschalen mit verlängerter Hauptachse, die monaxon-heteropolen Cyrtoidschalen mit terminalem Wachstum, u. s. w., u. s. w., ergeben sich von selbst aus entsprechenden Verschiedenheiten in Form und Wachstum des Weichkörpers (hierüber vergl. Abschn. V).

Es lassen sich auch Erscheinungen verzeichnen, welche vom Spiculum zur die Schale bildenden Gitterplatte hinüberführen, ebenso wie die verästelten Spicula von Thalassoxanthium cervicorne (Fig. 95) zu den spongiösen Skeletten.

So verzweigt sich das in Figur 98 dargestellte Polycystinenspiculum nach dem Dreistrahlertypus dichotomisch unter Winkelbildung von 120° und, was für die Plattenbildung das Charakteristische ist, in einer Ebene. Denkt man sich die Verzweigung fortgesetzt und die fortwachsenden Enden in geeigneter Weise miteinander verwachsen, so kann man sich ein solches Spiculum leicht zu einer Gitterplatte mit polygonalen Maschen ergänzen.

Für die Entstehung einer Gitterplatte durch solche gesetzmäßige Verzweigung und Verwachsung haben wir ein sehr schönes Beispiel in der Entwickelung der Synaptidenplatten (Fig. 92). Aus einem einfachen Stäbchen wächst hier nach und nach eine Gitterplatte mit hexagonalen Maschen heran.

Die Bildungsmechanik der Gitterschale ist an der Hand unserer bisherigen Erörterungen leicht verständlich. Figur 159 möge die äußerste Blasenschicht eines vakuolisierten Rhizopodenkörpers darstellen. Nach außen können sich die Vakuolen als runde Kuppeln frei hervorwölben, seitlich drücken sie sich gegenseitig flach. In der Querschnittsfläche der skeletogenen Schicht bildet dann das protoplasmatische Zwischenwandsystem der Vakuolenlage ein

Netz mit polygonalen Maschen, und diese Form überträgt sich, sobald in der skeletogenen Schicht (sei es, wie in unserer Figur, in der äußersten, oder in einer der tieferen Schichten des Rhizopodenkörpers) die Verkieselung stattfindet, auf die resultierende Schale.

Sind die protoplasmatischen Zwischenwände dünn, so daß sich die Vakuolen in ihrem Zwischenwandsystem gegenseitig flach drücken, so entsteht ein Gitter mit polygonalen Maschen und dünnen Balken (Fig. 159 d u. 132, 136, 138, 146, 193, 203). Greift die Verkieselung auch auf die senkrechten resp. radialen Kanten über, so entstehen von den Knotenpunkten des Gitters aufstrebende Radialstacheln (Fig. 159 e u. 102, 103, 194, 212). Die absolute und relative Größe der Maschen hängt von der Größe der Vakuolen ab. Waren die Vakuolen von ungleicher Größe, so sind auch die Maschen ungleich; waren die Vakuolen gleich groß, so bilden die Maschen gleich große, reguläre Sechsecke.

Bei den Acantharien, bei welchen sich, wie wir im vorigen Abschnitt sahen, die Schale aus Gitterplatten zusammensetzt, die von den Radialstacheln des Achsengerüstes aus getrennt angelegt werden, kann man meist einen deutlichen Einfluß des Radialstachels auf die Formation seiner Gitterplatte wahrnehmen. Die Gitterung folgt auch bei den Acantharien dem Vierstrahlertypus, ist aber bei jeder Platte nach dem Radialstachel als Centrum regelmäßig orientiert. Meist sind die Maschen in der unmittelbaren Umgebung des Stachels größer, als die peripheren (Fig. 203), oder sind sonstwie, durch in bestimmter Weise ausgezeichnete Stellung etc. vor den anderen ausgezeichnet. Es ist dies ein weiterer Ausdruck des beherrschenden Einflusses, den die Stacheln des Achsengerüstes der Acantharien auf ihre Umgebung ausüben (vergl. die Darstellung der Achsengerüste).

Viele Phäodarien zeichnen sich durch außerordentlich weitmaschige und luftige Gerüste aus, was auf sehr große Vakuolen, auf eine starke Entwickelung des Calymma hinweist. Als Beispiel möge die in Figur 204 dargestellte Form dienen. Das um die kleine centrale Markschale, welche in enger Anpassung an die umschlossene Centralkapsel in der diese umhüllenden Sarcomatrix gebildet sein wird, entwickelte Gerüst wird dem Kantenwerk riesiger Blasen entsprechen.

Zuweilen trifft man es, daß das Skelett einer Form zu äußerst von einer Schale umgeben ist, die sich durch außerordentliche Dünne der Balken auszeichnet. Dieselben sind haarfein, und die durch sie gebildete Hülle gleicht eher einem Spinngewebe als

einer Schale (Fig. 109, 126). Entweder waren hier die Protoplasmawände und -kanten der Vakuolen wirklich so fein, oder die Kieselsekretion war schon so schwach geworden, daß sie nur noch dünne Fäden hervorbringen konnte. Für die letztere Deutung würde der Umstand sprechen, daß so feine Schalengewebe immer zu äußerst bei den Gerüsten d. h. also zuletzt auftreten, wo die Energie der Skelettbildung vielleicht schon nachläßt. Die definitive Entscheidung ist hier nicht gut anders wie durch die Beobachtung des lebenden Organismus zu erbringen.

Ist mehr Zwischenwandmaterial, also mehr Protoplasma zwischen den Vakuolen vorhanden, so daß sich dieselbeu abrunden können, so erhalten dementsprechend auch die in demselben gebildeten Schalen runde Poren, die wieder ihren Blasen entsprechend regelmäßig kreisrund oder unregelmäßig rundlich, von gleicher oder ungleicher Größe sein können. Findet die Ausscheidung von Kieselsäure nur in der Schicht der Gitterplatte statt, so wird eine ebene Schale gebildet (Fig. 159 f), erstreckt sich der Silikationsprozeß auch auf die radialen Kanten der Vakuolenwände, so werden von den Knotenpunkten des Gitterwerkes aufstrebende Radialstacheln gebildet (Fig. 159 g u. a). In dem Grade der Ausrundung der Maschen kann man alle Übergänge von polygonalen Maschen bis zu runden, in größerer Entfernung voneinander stehenden Poren beobachten; von flachen, von einfachen Lochporen durchsetzten Schalenplatten bis zu Schalen, bei denen die runden Poren, infolge eines Übergreifens der Skelettbildung auf eine Strecke auch der senkrechten Zwischenwände (Fig. 159 a, f, g), von mehr oder weniger hohen, meist deutlich polygonalen Leistenwällen umrahmt sind (Fig. 45, 92, 104, 106—109, 126, 127, 130, 131, 134, 135, 139, 140, 143—145, 147, 191, 192, 224, 225, 227).

Oft sind die Poren nicht gleichmäßig über die Schale verteilt, sondern einander gruppenweise genähert. Zwischen den Poren solcher Gruppen kommt es dann häufig zur gegenseitigen Verschmelzung, die man bei den verschiedensten Polycystinenformen in allen Stadien beobachten kann. So giebt Figur 195 eine Partie einer Schale wieder, deren Poren sich in den verschiedensten Stadien der Annäherung und Verschmelzung befinden, dasselbe in etwas anderem Charakter zeigt Figur 196. Bei Figur 197 ist die Verschmelzung so weit gediehen, daß die Gebiete der zu einer Gruppe gehörigen Poren nur noch durch dünne Kieselfäden geschieden sind. Figur 198 endlich zeigt eine Schale, bei der die

Verschmelzung der Poren überall vollendet ist, aus jeder Porengruppe ist eine große, unregelmäßig gestaltete Pore mit ausgebogtem Rande entstanden. Der Befund der Porenverschmelzung ist leicht verständlich. Wenn die der Porenbildung zu Grunde liegenden Vakuolen gruppenweise nahe aneinanderrücken, so werden ihre Zwischenwände immer schwächer, und in demselben Maße läßt auch ihre Kieselproduktion nach. Zunächst bilden sich in denselben nur noch dünne Kieselfaden (Fig. 197), und sind sie noch zarter, so beteiligen sie sich an der Abscheidung von Skelettsubstanz überhaupt nicht mehr. Den einzigen Anhaltspunkt zur Beurteilung der Blasengruppe liefern dann nur noch die Ausbuchtungen des Randes, nach ihnen kann man sich das Blasenbild rekonstruieren, wie ich dies in Figur 198 bei einer Pore angedeutet habe. Sind die Vakuolen einer Gruppe gleich groß und regelmäßig angeordnet, so können sehr regelmäßige rosettenförmige Poren mit ausgebuchtetem Rande entstehen (Fig. 199). Auf den ersten Anblick einer solchen Schale hin bewundert man unwillkürlich ihre zierliche und verhältnismäßig komplizierte Ausführung und ist erstaunt, daß eine solche Bildung von einem so primitiven Organismus erzeugt werden kann. Jetzt sehen wir dagegen, daß wir auch sie rein mechanisch erklären können und auch hier mit unserem Prinzip der Blasenmechanik ausreichen. Auch die Bildung einer solchen Schale ist auf dieselben einfachen mechanischen Gesetze zurückführbar, sie sind die hauptsächlichen Bildungsfaktoren, und der Organismus selbst kann, wenn man sich so ausdrücken darf, zum Teil gar nichts dazu, daß ihn eine so schöne Schale schmückt. — Auch bei Figur 199 habe ich in eine Pore das Blasengerüst rekonstruiert punktiert eingezeichnet.

Ist die Sarkode zwischen den Vakuolen sehr reichlich vorhanden, so daß sich die letzteren ausgiebig abrunden können, so werden auch die Zwischenwände stärker und können sich, worauf bereits hingewiesen wurde, eine Strecke weit an der Skelettbildung beteiligen. Demgemäß zeigen starke Schalen mit runden Poren die Neigung, sich im Umkreis der letzteren zu Leistenwällen zu erheben, die sich dann an den Ecken eventuell wieder zu Stacheln ausziehen können (Fig. 159 a, f, g). Wir konstatieren ein solches Verhalten in großer Verbreitung und in allen Stufen der Ausbildung bei Polycystinen (Fig. 105, 137, 200, 205, 206), Phäodarien (Fig. 192) und den Schalen vieler Globigeriniden (Fig. 215). Ganz besonders stark ausgeprägt ist es

aber bei den Schalen vieler Acantharien, bei welchen die Poren am Grunde tiefer Waben liegen (Fig. 214). Die Waben geben die unteren resp. proximalen Teile der Blasen wieder, die Stellung ihrer Wände wie ihre ganze Formation überhaupt entspricht genau den Forderungen der Flüssigkeitsmechanik. Bei vielen Acantharien sind die meisten Waben sogar am Grunde geschlossen und nur einige (meist durch besondere Stellung in der Umgebung der Radialstacheln ausgezeichnete) sind von Poren durchbrochen und dienen der Sarkode zum Durchtritt.

Ist in der skeletogenen Sphäre eines Rhizopodenkörpers unterhalb einer vakuolösen Schicht eine zusammenhängende, stärkere Protoplasmaschicht vorhanden, so kann sich innerhalb der letzteren eine massive Schale bilden, auf deren Oberfläche die darüberlagernden Vakuolen nur unbedeutende muldenförmige Eindrücke hinterlassen. Dies finden wir bei Phäodarien, besonders der Gruppe der Circoporiden, als Beispiel möge die in Figur 216 dargestellte Schale einer Haeckeliana dienen. Die kleinen Blaseneindrücke sind nicht so tief, daß sie einen Durchbruch der Schalenwand und die Bildung von Poren veranlassen könnten. Porenöffnungen sind nur im Umkreise der Radialstacheln vorhanden, sie rühren jedenfalls von größeren Vakuolen her, die bis durch die skeletogene Protoplasmaschicht hinabreichten. Die Radialstacheln deuten auf eine stärkere, in ihrem Radius stattgehabte Sarkodeströmung hin, in der sie abgeschieden wurden; in ihren Radien war das Spiel chemisch-physikalischer Prozesse ein regeres als an den übrigen Partieen des kugeligen Körpers, und hieraus wird auch das Vorhandensein größerer Vakuolen in ihrer Umgebung verständlich [1]).

Dieselben Blaseneindrücke kommen auch an Skelettbalken und Radialstacheln vor (Fig. 220, 221), sie sind im Hinblick auf Balken, bei denen auch das Kantengerüst des angrenzenden Blasenwerkes durch Verkieselung erhalten ist (Fig. 219), leicht verständlich. Auch die Anhänge des Apikalstachels der auf Figur 131 wiedergegebenen Cyrtoidschale erklären sich durch ein Übergreifen des Silikationsprozesses auf die protoplasmatische Zwischenmasse der angrenzenden Vakuolen, auch ihre Ausbuchtungen kann man sich ohne weiteres zu Blasenumrissen ergänzen. (Vergl. auch Fig. 107 die Hauptstacheln u. Fig. 133.)

---

1) Über den Bau der Circoporidenschalen vergleiche meine „Pylombildungen", S. 65—66 u. 72—75.

Die Schalen der Challengeriden, einer Gruppe der Phäodarien, zeichnen sich durch eine eigenartige Struktur aus, dieselbe wird durch Figur 223 erläutert: a zeigt ein Stück der Schale, b ein Schalenstück bei stärkerer Vergrößerung bei mittlerer Einstellung, im optischen Flächenschnitt, c die Schale bei stärkerer Vergrößerung im optischen Querschnitt. Die skeletogene Schicht wird hier aus einer Lage gleich großer, kleiner, dicht zusammen gedrängter Vakuolen bestehen, bei denen nicht nur die Kanten und ein Teil der Wände, sondern die Wände in ihrer Gesamtheit verkieseln. Es entsteht so eine Schale, die in ihrem Innern den Vakuolen entsprechende, dicht gedrängte wabige Hohlräume enthält. Nur in der Mitte der unteren und oberen Wand jeder Höhlung bleibt eine Porenöffnung. — Dieselbe Struktur finden wir bei der Schale der Süßwasseramöbine Arcella, nur daß bei ihr auch keine Porenöffnungen vorhanden und die hexagonal-prismatischen Waben völlig abgeschlossen sind [1]).

Einen merkwürdigen und interessanten Bau der Schale kann man bei vereinzelten Polycystinen beobachten, als Beispiele für uns mögen die beiden Figuren 205 und 206 dienen. An der eigentlichen Schale ist zunächst nichts Außergewöhnliches zu bemerken: ihre Poren sind ausgerundet und von hohen, an ihrem oberen Rande ausgebogten Leistenwällen umgeben, die sich an den Knotenpunkten des Schalengitters zu radialen Stäben erheben. Diese Radialstäbe nun zeigen ein eigenartiges Verhalten, indem sie sich an ihrem oberen Ende in drei Gerüstbalken gabeln, die sich im Bogen zu den drei benachbarten Radialstäben hinüberspannen, die Radialstäbe treten, mit anderen Worten, durch Bogen untereinander in Verbindung. Es entsteht hierdurch auf der Schalenoberfläche ein zierliches Arkadenwerk, bei dem man die Möglichkeit der Zurückführung auf einfache mechanische Bildungsursachen zunächst nicht vermuten dürfte, und doch ist gerade dieser Bau das klassischste Beispiel einer Harmonie einer Gerüstform mit den Gesetzen der Blasenmechanik. Um sich hiervon zu überzeugen, hat man nur nötig, in die Poren und die diese überspannenden Arkaden sich Blasen hineinzudenken, die Übereinstimmung ist dann eine vollkommene, das Gerüst erweist sich als ein getreuer Abguß einer äußersten Vakuolenschicht (Fig. 159 a). Die Poren mit ihren Wällen geben die protoplasmatische Zwischenmasse am Grunde der Vakuolen-

1) Vergl. Bütschli, Protozoa, Taf. II, Fig. 9.

schicht wieder, die senkrecht emporstrebenden Radialstäbe die Kanten der seitlichen, radialen Zwischenwände und die Arkadenbogen die Kanten zwischen den nach außen vorgewölbten Blasenkuppeln. Bei der Schale von Figur 205 ist das Arkadenwerk stärker, bei Figur 206 sehr zart und gleicht hier den dünnen peripheren Schalengespinnsten (Fig. 109 u. 126), deren wir bereits oben gedachten. Der Unterschied zwischen beiden Gerüstformen ist nur der, daß die die letzteren bildenden Kieselfäden zwischen den radialen Stützfäden gerade ausgespannt, hier dagegen nach außen emporgewölbt sind; die Ursache ist die, daß die tangentialen Kieselfäden des Schalengewebes hier in den Kanten der freien Oberfläche der äußersten Vakuolenlage gebildet wurden, wo sich die Blasenelemente frei nach außen vorwölben können, dort dagegen in einer tieferen Schicht, wo die Blasen sich gegen die der darüberlagernden Schicht flachdrücken und so gerade Kanten erhalten. Das Arkadengewebe ist also weiter nichts wie eine von zahlreichen Radialbalken getragene Schale, die in dem oberflächlichen Kantennetz der äußersten Vakuolenschicht entstand.

Denkt man sich, daß nicht das Kantenwerk einer äußersten Vakuolenschicht in seiner Gesamtheit, sondern nur einzelne radiale Kanten mit den drei in sie übergehenden tangentialen und gewölbten Kanten in die Skelettbildung übergehen, so erhalten wir dreiarmige Anker (Fig. 159 b, auch in die Blasengruppen sind verschiedene Anker eingezeichnet), wie wir sie an den distalen Stachelenden verschiedener Radiolariengerüste antreffen (Fig. 207 u. 210). Zuweilen sind nur zwei Arme entwickelt (Fig. 212), oder das Ankerende besteht aus einem Schirm vieler kleiner, rückwärts gebogener Haken (Fig. 211 u. 213), aber auch diese Bildung wird auf ähnlichen Bildungsursachen unter etwas modifizierten Nebenumständen beruhen. — Die distalwärts von dem Skelett ausgestreckten Anker (vergl. auch Fig. 190, wo zahlreiche kleine Anker in Büscheln das Skelett zieren) erscheinen sehr zweckmäßig zum Zurückhalten anschwimmender Nahrungspartikel und als Haftapparate. Im Hinblick hierauf ist die Selektionslehre mit einer „Erklärung“ schnell fertig, sie wird sagen, die Entstehung der Anker sei in ihrer Eigenschaft als zweckmäßige Anpassung gegeben. Wir können die Bildung der Anker auf ihre mechanischen Ursachen zurückführen. Gerade an diesem Beispiel ist es lehrreich, beide Erklärungsarten auf ihren Wert hin zu vergleichen. — Ankerförmige Spicula kommen außerdem bei Spongien (Fig. 71, 77, 78) in großer Verbreitung, vor und besonders sind sie

auch als für die Holothurien (Synaptiden) charakteristische Gebilde bekannt (Fig. 92). Bei Spongien und Echinodermen kann man eine Bildung von Skelettteilen an der freien Oberfläche des zelligen Körpers nicht wohl annehmen, die Skelettbildung findet hier wohl stets im Inneren des Gewebskörpers, im Mesenchym oder Sekretgewebe statt, aber auch unter diesen Umständen ist die Entstehung von ankerförmigen Skelettteilen leicht erklärbar. Wir brauchen nur an das Gesetz der Blasenmechanik zu erinnern, daß da, wo kleine Blasen an größere angrenzen, sich die Zwischenwände und mithin auch die Kanten nach dem Hohlraum der letzteren konvex hervorwölben; im Grunde ist ja auch dasselbe Verhalten von an die freie Oberfläche eines Komplexes angrenzenden Blasen nur ein Spezialfall dieses Gesetzes, da wir die ganze Außenwelt in diesem Falle als einen einzigen Blasenhohlraum von unendlicher Größe betrachten können. Es ist nur das Aneinandergrenzen verschieden großer Blasenelemente nötig, so sind auch im Innern eines Gewebskörpers die Bedingungen zur Bildung von Ankern erfüllt.

Das Gegenstück zu den ankerförmigen sind mistgabelförmige Spicula, bei ihnen sind die Formverhältnisse in entgegengesetztem Sinne entwickelt, die Arme nicht rückwärts gekrümmt, sondern nach vorne resp. oben zusammengebogen; auch solche Bildungen sind bei Spongien und Radiolarien vertreten (Fig. 76 u. 208). Die Bildungsverhältnisse der Mistgabeln, wie wir diese Formen bezeichnen können, sind auch denen der Anker entsprechend entgegengesetzt, sie kommen da zustande, wo eine kleine Blase auf drei großen sitzt (vergl. die Blasenkomplexe, Fig. 152, 155—157). Der lange Arm des Vierstrahlers resp. der Stiel der Gabel wird in der zwischen den Scheidewänden der drei großen Blasen herablaufenden Kante, die drei kurzen Arme resp. die Zinken der Gabel in den drei die kleine Blase umspannenden Kanten angelegt. Gabelformen können sich daher auch nie an der freien Oberfläche eines blasigen Körpers bilden, und wenn bei einem Gerüst die Stacheln gabelförmig enden (Fig. 194), kann man daraus entnehmen, daß jede Gabel unter einer kleinen Vakuole gebildet wurde, daß sich also über den Stachelenden mindestens noch eine Vakuolenlage befand.

Bei Radiolarien (Polycystinen, Phäodarien und Acantharien) kommen häufig Gerüstbalken vor, die nicht gerade, sondern zickzackförmig verlaufen und bei denen außerdem jede äußere Ecke des Zickzackbalkens in einen kurzen Stachel ausläuft (Fig. 211,

212, 213 u. 67). Betrachten wir einen typischen Fall dieser Art bei entsprechender Vergrößerung (Fig. 213), so sehen wir, daß jeder Winkel des Zickzackbalkens zusammen mit den von den beiden angrenzenden Ecken seitlich abgehenden Stacheln resp. Dornen gerade der Hälfte einer hexagonalen Masche entspricht, man kann sich eine solche leicht vervollständigen, wenn man sich die in Betracht kommenden Balkenteile seitlich herumgeklappt denkt; eine mittlere Reihe hexagonaler, nach dem Dreistrahlertypus gebildeter Maschen würde auch resultieren, wenn man zwei Zickzackbalken nebeneinander legen würde. Auch diese Gerüstform stimmt also mit der Blasenmechanik überein, sie wird entstehen, wenn in einem kleinvakuolösen Körper die in gerader Flucht liegenden Kanten in Gemeinschaft mit den seitlich abgehenden Kanten in die Skelettbildung übergehen.

Endlich möchte ich noch der Skelette der Dictyochiden gedenken: als charakteristisches Beispiel möge Figur 209 dienen. Bisher hielt man dieselben allgemein für Skelettelemente von Phäodarien, die im Weichkörper dieser Radiolarien wie Spicula verstreut entstehen. Neuerdings macht uns jedoch A. Borgert in einer vorläufigen Mitteilung [1]) mit wichtigen Untersuchungsergebnissen bekannt, nach denen die Dictyochaformen nicht im Weichkörper der Radiolarien, bei denen sie beobachtet wurden, gebildet werden, sondern in denselben aufgenommene, an ihm festgeklebte Fremdkörper sind. Wir haben in ihnen die Kieselskelette von gewissen Mastigophoren vor uns, für welche Borgert den Namen der Silicoflagellaten vorschlägt. Das Flagellat sitzt in dem kleinen Gerüst wie in einem Korbe. Für uns sind diese neuen Resultate deshalb wertvoll, weil durch sie die Herrschaft des Vierstrahlertypus für eine weitere Organismengruppe, die Geißelinfusorien oder Mastigophoren, dargethan wird. In den Dictyochagerüsten finden wir den Vierstrahlertypus mit einer für die Aufnahme des Flagellatenkörpers zweckmäßigen, in Anpassung an dessen Gestalt gebildeten, steigbügel- oder körbchenartigen Form vereinigt. Entsprechend der geringen Körpergröße der Flagellaten besteht auch das Gerüst nur aus wenigen Balken und Maschen, ist eine Gitterschale mit Stacheln en miniature, die deutlich nach den Gesetzen der Blasenmechanik gebaut ist. Speziell unsere zur Darstellung gewählte Dictyocha stapedia ent-

1) A. Borgert, Über den Bau von Distephanus (Dictyocha) speculum Ehrbg. sp. Zoolog. Anz., 1890, S. 227—231.

spricht genau einer Gruppe von 4 Blasen, wie sie in Figur 151 dargestellt ist (vergl. auch Fig. 164 b).

Um viele Gerüstformen richtig verstehen zu können, muß man noch einen Hauptpunkt mit in Rechnung ziehen. Nicht alle Gerüste werden gleich in ihrer definitiven Form abgeschieden, die Bildung von vielen geht successive vor sich. Im ersteren Falle, wenn also ein Skelett nur einem einzigem Lorikationsmoment seinen Ursprung verdankt, muß es allerdings auch einem Blasenwerk entsprechen, es muß sich mit allen seinen Formen in ein bestimmtes Blasengerüst einzeichnen lassen. Anders liegen jedoch die Dinge, wenn die Skelettbildung successive stattfindet und sich über einen längeren Zeitraum der Lebensgeschichte des Organismus erstreckt. Die einmal abgeschiedenen Skelettpartieen konservieren starr und unveränderlich die Formverhältnisse, welche zur Zeit ihrer Entstehung im Weichkörper vorlagen. Unterdessen entwickelt sich der Organismus weiter, der Stoffwechsel, die Lebensprozesse in ihm dauern stetig fort, und Hand in Hand hiermit geht eine Veränderung der morphologischen Befunde, von Größe und Verteilung der Blasenelemente und Verteilung und qualitativen Eigentümlichkeiten des protoplasmatischen Zwischenmateriales. Die später abgeschiedenen Skeletteile entsprechen anderen Verhältnissen, zeigen die Formen eines anderen Blasengerüstes. Durch mannigfache Kombination und innige Verflechtung von zu verschiedenen Entwickelungsperioden gebildeten und verschiedenen Formcharakter tragenden Skeletteilen können sehr komplizierte und schwer verständliche Gerüste entstehen, hat man sich jedoch erst einigermaßen in die Bildungsmechanik des Vierstrahlertypus hineingedacht, so gelingt es meist, auch ihren Mechanismus zu entziffern, indem man die vorliegenden anatomischen Befunde in ihre einzelnen, zeitlich aufeinander gefolgten Bildungsetappen zerlegt.

Das häufigste und einfachste Beispiel einer successiven Gerüstbildung hatten wir bereits in dem den meisten Rhizopodenschalen eigentümlichen periodischen, ruckweisen Wachstum kennen gelernt (vergl. S. 372—374). Zuweilen ist allerdings auch hier der Bau der aufeinander folgenden Schalenabschnitte gleich (Fig. 107, 138—140), woraus man schließen kann, daß sich auch der Bau des Weichkörpers im Verlaufe der Entwickelung ziemlich gleichgeblieben ist. Meistens ist aber die Dictyose der aufeinander folgenden Schalenteile, der konzentrischen Kugelschalen der Spumellarien und der aneinander gereihten Kammern der

Nassellarien, verschieden (Fig. 103, 108, 109, 126, 131, 136, 13[illegible] 141, 146, 224—226). Im allgemeinen kann man eine Zunahme d[illegible] Größe der Poren (sowohl absolut, als auch relativ im Verhältnis zu[illegible] Stärke der Gerüstbalken) beobachten, was im Hinblick auf d[illegible] sekundäre Natur der Vakuolen sehr natürlich erscheint; der pr[illegible]märe Zustand ist der des soliden Protoplasmakörpers, durch En[illegible]mischungsvorgänge entstehen die Vakuolen zunächst als klei[illegible] Sekrettropfen, die dann erst während des weiteren Verlaufes d[illegible]es Stoffwechsels an Größe zunehmen und den Weichkörper aufblähe[illegible]; dasselbe ist auch bei der pflanzlichen Histogenese der Fall, bei welcher die kleinen soliden Zellen des Urmeristems in einen Zustand übergehen, in welchem sie durch einen großen, mit wässeriger Flüssigkeit, dem sogenannten Zellsaft, gefüllten Vakuolenhohlraum so stark ausgedehnt werden, daß das Protoplasma nur noch als dünner Wandbeleg (Primordialschlauch der Botaniker) die Zellkammer auskleidet; ganz analog ist die Lage der Dinge bei den tierischen Fett- und Blasenzellen (vergl. Fig. 172, 174, 175 u. S. 357—361).

Der gegenseitige Abstand der Gitterplatten der konzentrischen Schalensysteme der Spumellarien wird wie bemerkt durch das radiale Wachstum des Weichkörpers bedingt und geregelt; bevor nach einer Schalenabscheidung die nächste stattfindet, ist die skeletogene Körperschicht ein Stück weiter nach außen gerückt. Es lassen sich aber auch Fälle verzeichnen, wo dies nicht der Fall ist, wo zwei Skelettabscheidungen nacheinander stattfinden, ohne daß die skeletogene Schicht ihre Stellung verändert hat. Wohl aber ist ihr Bau inzwischen ein anderer geworden und zwar sind an die Stelle großer Vakuolen viele kleine getreten, und so werden bei der zweiten Kieselabscheidung die Maschen des primären Gitterwerkes durch Porenplatten oder Netze ausgefüllt, deren Formation dem nunmehrigen Bau des Sarkodekörpers entspricht (Fig. 200). Auch bei Nassellarien kommt es vor, daß die Schalenwand durch solche zweimalige Sekretion von Gerüstsubstanz gebildet wird (Fig. 201, 202). Ein derartiges doppeltes Gitterwerk entspricht zwei in ein und derselben Ebene gebildeten Schalenplatten.

Ist in einer von Vakuolen freien Protoplasmalage eine solide Schale mit glatter Oberfläche gebildet worden, und treten nachträglich, der letzteren dicht aufgelagert, Vakuolen auf, so wird, wenn dann nochmals eine Abscheidung von Skelettsubstanz stattfindet, auf der Schalenoberfläche ein den aufstoßenden Vakuolen-

wänden entsprechendes Netz von erhabenen Leisten entstehen, ein Befund, der bei den Schalen vieler Circoporiden vorkommt (Fig. 217, 218). Außerdem finden wir bei Cuticulaschalen hie und da eine durch ein Leistennetz bewirkte Felderung; bei Betrachtung der Centralkapsel hatten wir bereits derartiger Befunde gedacht (Fig. 47 u. S. 270), und in bezug auf Thalamophorenschalen (Fig. 240—242) werden wir auf diesen Punkt im nächsten Abschnitt noch näher einzugehen haben, ebenso wie auf analoge Erscheinungen bei Circoporidenschalen (Fig. 238, 239). Alle diese Befunde sind auf dieselbe Ursache, auf den bildenden Einfluß von der Schalenoberfläche aufgelagerten Vakuolen zurückzuführen.

Die Schalen mit oberflächlichem Leistennetz (Fig. 217, 218) sind wohl zu unterscheiden von den ebenfalls bei Circoporiden vorkommenden Schalen mit grübchenförmigen Einsenkungen (Fig. 216), die wir schon oben besprochen haben. Bei den letzteren müssen die die Einsenkungen bedingenden Vakuolen schon zur Zeit der Bildung der Schale vorhanden gewesen sein, um Eindrücke in der noch weichen skeletogenen Schicht hervorrufen zu können; treten dagegen Vakuolen erst nachträglich auf der Oberfläche einer harten Schale auf, so können sie auf derselben keine Eindrücke mehr hinterlassen, sie werden sich auf ihr flachdrücken und nur den Grundriß ihres Zwischenwandsystems der Schalenoberfläche als Leistennetz anbilden können, wie es bei den in Rede stehenden Befunden der Fall ist. Ebenso muß man sich vor einer Verwechselung der Schalenformeu mit Porengruppen (Fig. 195—199) und derjenigen mit primären und sekundären Poren resp. Maschen (Fig. 200—202) hüten. Die Bildung von Poren zweiter Ordnung ist verwandt mit der Bildung von Leistenreliefs, beides beruht auf sekundärer Anlagerung von Skelettmaterial, in ersterem Falle in tangentialer, in letzterem in radialer Richtung, und daher sind auch die Differentialcharaktere von derselben Art. Bilden in der skeletogenen Schicht miteinander gleichzeitig und vor der Verhärtung anwesende Vakuolen Gruppen, so sind bei dem Skelett die Porengruppen den Vakuolen entsprechend am Rande ausgebogt; die die Poren zweiter Ordnung bedingenden Vakuolen hingegen können in den bereits erhärteten Gerüstbalken der primären Schale keine Einbuchtungen mehr machen, sie stehen in Gruppen zusammen, die von einem einheitlich konturierten Leistenwall, eben der primären Gittermasche, umschlossen werden.

Kommt es bei einer der Schalenoberfläche aufgelagerten Vakuolenschicht nur in den Ecken des von den Zwischenwänden gebildeten Grundrißnetzes zur Abscheidung von Skelettsubstanz, so müssen kleine der Schale aufsitzende Tetraeder mit eingebauchten Flächen entstehen, wie dies Figur 159 c (vergl. auch Fig. 158) veranschaulicht. Wir begegnen dieser Erschei-

nung bei der von Möbius[1]) beschriebenen und abgebildeten Entosolenia aspera (Fig. 222 u. 222 a). Die kleinen Tetraeder stimmen mit den bei der Anlage der Echinodermenskelette gebildeten Tetraedern (Fig. 86) vollständig überein, beide Bildungen haben ja auch dieselbe Ursache, es sind Verkalkungen der Ecken eines Blasengerüstes. Aus den Tetraedern der Entosolenia aspera kann man schließen, daß das die Schale bedeckende Exoplasma bei dieser Thalamophore blasigen Bau besaß, wahrscheinlich, wie Figur 159 c es darstellt, einer Vakuolenlage entsprach.

Dies sind einige augenfällige Beispiele von successiver Gerüstbildung. Dadurch, daß wir die aus der successiven Gerüstbildung sich ergebenden Verhältnisse in Betracht ziehen, gewinnen wir für noch manche Befunde ein Verständnis, die sich mit der Bildungsmechanik eines einheitlichen Blasengerüstes nicht zusammenreimen. Wir wollen hier nur noch der Spicula mit überzähligen Strahlen gedenken, wie sich z. B. unter den Spiculis des Radiolarienkörpers von Figur 94 einige befinden. Wir verstehen dieselben, wenn wir bedenken, daß sich nicht nur das Blasengerüst in der Umgebung eines Spiculums verändern, sondern daß auch das Spiculum selbst sehr leicht seine Position innerhalb des Radiolarienkörpers verändern kann, wo ihm dann bei sekundärer Skelettabscheidung noch Stacheln angebildet werden können, die dem Bauplan des Vakuolenkomplexes in dem es ursprünlich entstand nicht entsprechen.

Endlich ist noch darauf hinzuweisen, daß bei Rhizopodengerüsten, welche sonst dem Vierstrahlertypus folgen, häufig Partieen vorhanden sind, welche sich dem Vierstrahlertypus thatsächlich nicht unterordnen lassen und *ihrem Wesen nach* anderer Bildungsart sind; es sind dies die *innerhalb der Pseudopodien und freier Protoplasmastränge entstandenen Skelettteile*. Schon oben (S. 362—364) wurde darauf hingewiesen, daß man scharf zu unterscheiden hat zwischen den Protoplasmapartieen im Innern eines vakuolisierten Rhizopodenkörpers und den von ihm in das umgebende Medium frei ausstrahlenden Pseudopodien; das in Form eines Gerüstes von Blasenzwischenwänden vorhandene Protoplasma steht zunächst unter dem Einfluß der Blasenspannung, die Sarkode freier Protoplasmastränge folgt dagegen in ihren Formen und Verzweigungen den Kräften der

1) Möbius, Foraminifera von Mauritius.

Oberflächenspannung, die durch das wechselnde und regellose Spiel der chemischen Beziehungen und des Stoffaustausches zwischen Sarkode und äußerem Medium bedingt sind. (Im V. Abschnitt werden wir auf die Physik der Oberflächenspannung noch näher einzugehen haben, hier sei nur auf das zum Verständnis augenblicklich Notwendigste hingewiesen.) Ist die chemische Verwandtschaft auf beiden Seiten eine große und der Stoffaustausch ein reger, so pflegt auch die Oberflächenspannung gering zu sein, und es macht sich die Tendenz geltend, die Berührungsfläche zwischen Protoplasma und Medium zu vergrößern; sind hingegen die chemischen Differenzen beträchtlich und herrscht im beiderseitigen Verkehr große Abgeschlossenheit, so ist im Allgemeinen auch die Oberflächenspannung groß, und der Protoplasmakörper zeigt die Tendenz einer entsprechend geringen Oberflächenentfaltung resp. Neigung zur Abrundung. Da, wo die Verhältnisse eine geringe Oberflächenspannung mit sich bringen, werden sich die Pseudopodien lang und fein ausstrecken und vielfach verästeln, je mehr die Oberflächenspannung zunimmt, desto mehr werden die Pseudopodien ihre Form vereinfachen und sich zurückziehen. Die Gestalt der Pseudopodien steht also unter mehr oder weniger zufälligen, wechselnden Verhältnissen und Umständen und daher folgen auch in ihnen entstandene Gerüstbalken in ihrer Stellung und Form keinen bestimmten morphologischen Regeln (vergl. Fig. 113, 119—125, 226—228).

An lebenden oder gut konservierten Radiolarien kann man zuweilen sehr gut die Beteiligung der Pseudopodien an der Gerüstbildung beobachten, ein Beispiel hierfür möge die in Figur 228 (nach Haeckel) gegebene Darstellung der oralen Partie einer stephoiden Nassellarie geben. Von dem Ring gehen mannigfach verzweigte Balken aus, die in ihrem Verlaufe verkieselten Pseudopodien entsprechen. Über die Zweigspitzen hinaus setzen sich die Pseudopodien noch eine Strecke weit fort.

Zuweilen erhalten die in freien Protoplasmasträngen gebildeten Balken dadurch eine bestimmte Stellung, daß sie unter dem Einfluß älterer Skelettteile stehen. So ist häufig zwischen je zwei Radialstacheln eines Gerüstes ein skeletogener Sarkodestrang ausgespannt, so daß durch die Skelettbildung ein regelmäßiges Balkennetz entsteht (Fig. 226). Dasselbe zeigt jedoch von dem Vierstrahlertypus (der bei unserem Beispiele von der inneren Schale treu befolgt wird) gänzlich verschiedene geometrische Verhältnisse.

Endlich ist hier noch der Ringbildungen des Gerüstbaues der Nassellarien (vergl. S. 318—328) zu gedenken. In den Ringbalken haben wir allem Anscheine nach Verkieselungen von Sarkodesträngen zu erblicken, die in enger Anlehnung und unter dem unmittelbaren Einflusse der organischen Centralkapsel diese umzogen.

Hie und da begegnet man bei Polycystinen einer Gerüstformen, welche in der Weise gebildet wird, daß ein Spalier von Radialstäben von Gerüstbalken quer durchschossen wird. Es entsteht hierdurch ein Gitterwerk mit viereckigen Maschen (Fig. 129, 224, 225). Über die bei der Bildung eines solchen Gerüstbaues zusammenwirkenden Faktoren haben nähere Untersuchungen noch die nötige Aufklärung zu bringen.

Die praktische Unterscheidung zwischen Gerüstteilen, die in Vakuolenwänden, und solchen, die in freien Pseudopodien gebildet wurden, ist in den einzelnen Fällen oft schwer, da auch die Pseudopodien sich meist dichotomisch verzweigen und so einen dem Dreistrahlertypus analogen Bau erzeugen. Als Beispiele für solche zweifelhafte Fälle mögen die Stacheln und verzweigten Ausläufer der in den Figuren 99—101, 107, 112—116 dargestellten Polycystinengerüste dienen. Eine sichere Entscheidung kann bei derartigen Befunden nur nach Beobachtung des Weichkörpers zur Zeit der Bildung der in Frage kommenden Gerüstteile gegeben werden. —

Wir sind am Ende unserer Betrachtung des Typus der Vierstrahlergerüste angelangt. Wir haben in dem vorstehenden Abschnitt eine vergleichend-morphologische Darstellung und ätiologisch-mechanische Erklärung dieses Gerüstbildungstypus gegeben und glauben das Problem seiner Entstehung in den Grundzügen gelöst zu haben. Im einzelnen ist die Erkenntnis des Gegenstandes natürlich noch vielfach auszubauen, und wir hoffen, daß wir Anregung gegeben haben, in dieser Richtung weiterzuarbeiten.

# IV. Abschnitt.

## 4. Gerüstbildungstypus: Die Mosaikschalen.

An verschiedenen Stellen des weit verzweigten Systems der Rhizopoden begegnen wir einzelnen Formen und Formengruppen, denen Schalen eigen sind, welche sich aus einzelnen, zu einer Mosaikplatte zusammengefügten Bausteinen (Plättchen, Schuppen, Stäbchen etc.) zusammensetzen. Wir vereinigen dieselben zu einem Gerüstbildungstypus der Mosaikschalen, bemerken aber gleich im voraus, daß wir dies zunächst nur zum Zwecke einer vorläufigen Zusammenfassung ähnlicher Bildungen thun. Wir können die Mosaikschalen noch nicht in befriedigender Weise auf mechanische Ursachen zurückführen, hierzu liegt unsere Kenntnis der thatsächlichen Befunde noch zu sehr im Argen. Eine ungefähre Vorstellung von ihrer Bildungsmechanik können wir uns aber hie und da immerhin schon jetzt machen und zunächst so viel als sicher annehmen, daß wir in den Mosaikschalen überhaupt nicht einen kausal-einheitlichen Gerüstbildungstypus vor uns haben, sondern auf verschiedenartige Bildungsursachen zurückzuführende, nur äußerlich ähnliche Befunde.

Wir gliedern unsere Behandlung des Gegenstandes in 2 Teile; zuerst geben wir eine kurze Darstellung des vorhandenen Beobachtungsmateriales und versuchen dann von diesem, soweit es geht, auf die zu Grunde liegenden Bildungsursachen zu schließen.

### I. Darstellung der Befunde.

Aus Plättchen zusammengesetze Mosaikschalen finden sich in ziemlicher Verbreitung zunächst bei monothalamen Süßwasserrhizopoden, als hauptsächlichste typische Beispiele sind die Geschlechter Quadrula (Fig. 229), Euglypha (Fig. 230), Trinema und Cyphoderia zu nennen. In chemischer Hinsicht scheinen die Plättchen mit der bei den übrigen Süßwasserrhizopoden herrschenden Cuticulaschale übereinzustimmen und aus chitinig-horniger Sub-

stanz zu bestehen; in einzelnen Fällen will man auch Verkieselung beobachtet haben. Die Form der Plättchen ist verschieden und für die einzelnen Formen charakteristisch, sie können rundliche und polygonale Umrisse in verschiedener Ausführung besitzen, hie und da kommen auch Randverzierungen, Zähnelungen u. dgl. vor oder es sind an bestimmte Stellen der Schale postierte Plättchen in spezifischer Weise durch Stacheln, Hörner u. dgl. ausgezeichnet. In bezug auf derartige Oberflächenverzierungen und Strukturverhältnisse stimmen die Mosaikschalen jedoch im allgemeinen mit den chitinigen Cuticulaschalen der umliegenden Verwandtschaft darin überein, daß sie sich ziemlich ärmlich und indifferent verhalten. Die Anordnung der Plättchen zum Schalenmosaik ist verschieden und für die einzelnen Formen charakteristisch; nur selten ist sie regellos, meist lassen sich Längs- und Querreihen oder Spiralen deutlich unterscheiden.

Der Aufbau der Schale verläuft, wie es scheint, bei den Mosaikschalen der Süßwasserrhizopoden übereinstimmend. Verfolgen wir den Entwickelungsgang bei Euglypha alveolata (Fig. 230), wo er durch genaue Beobachtungen in allen seinen Einzelheiten bekannt geworden ist[1]). Euglypha vermehrt sich, wie die meisten monothalamen Süßwasserrhizopoden, durch Teilung. Die Plättchen für das Tochterindividuum werden schon innerhalb des Mutterorganismus gebildet, und zwar am Grunde der Schale in der Umgebung des Kerns (Fig. 230 a). Beginnt der Teilungsvorgang, so quillt der Sarkodekörper zur Hälfte aus der Mündungsöffnung der Schale heraus und nimmt hier die gleiche Gestalt und Größe wie der Mutterorganismus an. Zugleich strömen die „Reserveplättchen" aus dem Grunde der Mutterschale durch die Mündungsöffnung hindurch in den jugendlichen Tochterkörper über und fügen sich an dessen Oberfläche zur neuen Schale zusammen (Fig. 230 b u. c). Nachdem auch die Bestandteile des Weichkörpers, die beiden Kerne und die Protoplasmaschichten, beiderseitig gleichmäßig verteilt sind, findet die Trennung beider Individuen statt, jedes sendet Pseudopodien aus und kriecht selbständig umher. In der gleichen Weise wurde der Vorgang für Quadrula nachgewiesen.

---

1) Vergl. A. Gruber, Über den Wert der Spezialisierung für die Erforschung und Auffassung der Natur. Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B., Bd. IV, Heft 4. — Hier findet sich auch ein Verzeichnis der wichtigsten Litteratur über Euglypha.

Auffallend ist seine Ähnlichkeit mit der Teilung und Schalenbildung bei sandschaligen Monothalamen, wie Difflugia (vergl. S. 241—242 u. Fig. 33 a—c). Hier wie dort sind die Bausteine der zu bildenden Schale schon im Körper des Mutterorganismus vorhanden, in beiden Fällen treten sie mit der einen Hälfte des Weichkörpers aus der Mündungsöffnung heraus, und indem sie sich an der Oberfläche des jugendlichen Tochterindividuums aneinanderlagern, bilden sie in gleicher Weise die neue Schale. Der einzige und allerdings wesentliche Unterschied ist nur der, daß die Bausteine der Sandschale von außen aufgenommene Fremdkörper, die der Mosaikschale hingegen im Organismus selbst gebildete Hartteile sind.

Bei aufmerksamer Beobachtung und konsequentem Durchdenken der Vorgänge, welche sich bei der soeben geschilderten Bildung der Mosaikschale abspielen, stoßen wir auf eine bedenkliche Schwierigkeit, welche sich dem Verständnis der eben geschilderten Schalenbildung entgegenstellt. — Zunächst erscheint es schon wunderbar, daß im Mutterorganismus genau so viel Plättchen gebildet werden, als zur Bildung einer neuen Schale notwendig sind; die Summe der Oberflächen der Plättchen muß der Oberfläche der Protistenform, in der sie gebildet werden, gleich sein. Diese Harmonie läßt sich jedoch immerhin noch begreifen, wenn man eine Korrelation zwischen der Größe des Protists und der Menge des abgeschiedenen Schalenmateriales annimmt. Ist die Dicke der Plättchen konstant, so muß der gleichen Materialmenge auch die gleiche Oberfläche entsprechen. Man muß jedoch bei dem in Rede stehenden Schalenbau nicht nur eine strenge Regelung und Harmonie in quantitativer, sondern auch in qualitativer Beziehung fordern, wenn die Berichte der Autoren genau der Wahrheit entsprechen sollen. Bei einer Mosaikschale — das deutlichste Beispiel ist wegen ihrer großen, einfach gestalteten viereckigen Platten die Schale von Quadrula (Fig. 229) — ist die Krümmung der Oberfläche an jeder Stelle etwas anders, und infolgedessen müssen auch die Plättchen verschieden, ihrer Stellung entsprechend, gekrümmt sein. Außerdem ist es zum lückenlosen Aneinanderschließen der Platten erforderlich, daß bei jeder einzelnen die absolute und relative Länge der Kanten und die durch sie gebildeten Winkel, kurz, daß Größe und Gestalt der Platten eine entsprechend verschiedene ist. Noch ausgeprägter werden die Unterschiede, wenn an bestimmten Stellen der Schale Platten durch besondere Differenzierungen ausgezeichnet werden, wohin die Zähnelung des Mündungsrandes (Fig. 230) und regelmäßig gestellte Stacheln und Hörner am apikalen Pole der Schale gehören. Zur Erzielung

eines einheitlichen Schalenbaues ist es eben notwendig, daß jeder Baustein ein seiner Stellung entsprechendes specifisches Gepräge besitzt. Zwischen 2 Möglichkeiten bleibt uns in diesem Falle nur die Wahl; entweder es werden durch einen unerklärten und für mich wenigstens auch unbegreiflichen, jedenfalls eine außerordentliche Komplikation voraussetzenden Mechanismus die einzelnen Plättchen in ihrer spezifischen Gestalt und Ausführung innerhalb des Weichkörpers gebildet, um dann im gegebenen Moment durch besondere Leitungsbahnen jedes an seinen bestimmten Platz im neuen Schalenbau gebracht zu werden; oder die Plättchen werden alle gleich und zunächst nur in ihren ungefähren Umrissen angelegt und erst, nachdem sie sich zum Schalenbau gruppiert haben, definitiv ausgestaltet. Die Wahl ist unter diesen Umständen nicht schwer, und wir zögern nicht, uns zu Gunsten der zweiten Annahme zu entscheiden. Jedenfalls ist aber eine genaue Untersuchung geeigneter Objekte unter besonderer Beachtung der angegebenen Gesichtspunkte zur definitiven Aufklärung des Gegenstandes erwünscht, und besonders um hierzu anzuregen, haben wir auf diesen dunkeln Punkt aufmerksam gemacht. —

An die aus Plättchen zusammengesetzten Schalen der Süßwasserrhizopoden schließen sich Befunde an, die in der ebenfalls dem Süßwasser angehörigen Formengruppe der Difflugien auftreten. Das typische Beispiel hierfür ist die in Figur 231 dargestellte Difflugia spiralis, deren Gehäuse sich aus zahlreichen eng aneinandergelagerten und teilweise miteinander verflochtenen cylindrischen, etwas gekrümmten Stäbchen zusammensetzt. Dieselben bestehen ebenfalls aus organischer Stützsubstanz. — Denselben Schalenbau wie dieser primitive Süßwasserrhizopode besitzt auch eine hoch entwickelte polythalame marine Thalamophore, die in Figur 232 dargestellte Carterina spiculotesta. Figur 232 a giebt eine Schalenpartie dieser Form bei stärkerer Vergrößerung wieder. Die Bausteine der Schale sind hier weberschiffchen- oder wetzsteinförmige Körper von verschiedener Größe. Die Größe derselben nimmt im großen und ganzen mit dem Wachstum der Schale, d. h. mit dem Alter des Protists zu; Schalen von jungen Individuen und von älteren Schalen die Anfangskammern setzen sich aus kleineren Körpern zusammen, während bei den größeren jüngeren Kammern älterer Individuen auch größere Schalenpartikel vorherrschen. —

Unter den Helizoen finden sich verschiedene Beispiele von Mosaikschalen von verschiedenen Bauarten und verschiedener Form

ihrer Bausteine. So besitzt Pinacocystis rubicunda (Fig. 233) eine aus kleinen Plättchen zusammengesetzte Schale; das Gleiche gilt für Pinaciophora fluviatilis, bei welcher jedoch die Plättchen andere, etwa spindelförmige Gestalt besitzen, mit ihren Umrissen sehr exakt ineinandergreifen und von zahlreichen Poren durchbohrt sind (Fig. 234). Pompholyxophrys exigua wird von einer mehrschichtigen Hülle kleiner, aneinandergelagerter Kügelchen umgeben. Bei allen Heliozoen bestehen die Bausteine der Mosaikschalen aus Kiesel. —

Endlich sind Mosaikschalen noch die charakteristische Eigentümlichkeit der Acanthariengruppe der Sphärocapsiden [1]). Während bei allen übrigen mit einer Schale versehenen Acantharien diese durch Verwachsung von den Radialstacheln des Achsengerüstes ausgewachsener Seitenzweige, also von den Stacheln aus gebildet wird, entsteht die Schale der Sphärocapsiden ganz unabhängig von den Stacheln des Achsengerüstes, die nach HAECKEL bei Cenocapsa sogar völlig rückgebildet sind (Fig. 236), so daß hier nur noch die 20 nach dem MÜLLER'schen Gesetz gestellten Porenöffnungen, die bei den verwandten Geschlechtern den Stacheln zum Durchtritt dienen, für die Acanthariennatur zeugen. Die Plättchen der Sphärocapsidenschalen (Fig. 235—239) besitzen polygonalen bis rundlichen Umriß und jedes wird von einer Pore durchbohrt. Sie bestehen aus derselben Substanz, wie das Achsengerüst, also aus dem chitinig-hornigen Akanthin und werden von einem Cement derselben Natur miteinander zur Schalenwand verkittet. Häufig sind die Ränder der Plättchen erhöht, so daß die Grenzen zwischen den Plättchen als ein erhabenes Netz von Leisten erscheinen, welche die Poren umziehen (Fig. 238 u. 239).

## II. Erklärungsversuch.

Die Mosaikschalen der Süßwasserrhizopoden, Quadrula, Euglypha (Fig. 229, 230), Trinema Cyphoderia, denen sich noch die von Difflugia und Carterina (Fig. 231 u. 232) anschließen, scheinen ihrem Wesen nach eine Gruppe verwandtschaftlicher Bildungen für sich zu bilden. Wir hatten gesehen, daß die Schalenplättchen der Ersteren im Inneren des Weichkörpers gebildet und dann erst nach außen geschafft und peripher zur Schale zusammengelagert werden; eine gleiche Entstehungsweise glauben wir auch für die

1) Vergl. HAECKEL, Challenger-Report, Seite 795/6.

Stäbchenschalen von Difflugia und Carterina als wahrscheinlich annehmen zu dürfen. Auch auf die Aehnlichkeit dieser Schalenbildung mit der Bildung der Sandschalen, besonders der Difflugien, hatten wir schon aufmerksam gemacht. Die Bildung von Sandschalen hatten wir auf die physiologische Funktion der Nahrungsaufnahme zurückgeführt und auf Amöben, wie Pelomyxa, die ständig oder doch sehr häufig Sandkörnchen in ihrem Weichkörper umhertragen (Fig. 32), als auf den Uebergang vermittelnde Erscheinungen hingewiesen (S. 240—242). Merkwürdigerweise dieselbe Pelomyxa giebt uns nun auch zum Verständnis der angeführten Mosaikschalen einen wertvollen Fingerzeig. Untersucht man ihr Protoplasma nämlich etwas genauer, so findet man demselben zahlreiche kleine Stäbchen aus organischer Substanz verstreut eingelagert (Fig. 243a). Zuweilen treten diese Stäbchen auch in nähere Beziehung zu eigentümlichen, glänzenden, tropfenartigen Gebilden, den ihrer Natur und Bedeutung nach noch unbekannten „Glanzkörpern" Greef's, welche ebenfalls einen dem Sarkodekörper der Pelomyxa eigenartigen Bestandteil repräsentieren[1]), indem sie dadurch, daß sie sich in großer Anzahl der Oberfläche der Glanzkörper dicht anlagern, um diese eine Hülle bilden (Fig. 243 b). Die Stäbchen der Pelomyxa sind vermutlich Bildungen derselben Art, wie die Stäbchen und Plättchen der Mosaikschalen. Die Fähigkeit, organische, dem Chitin ähnliche Stützsubstanz abzuscheiden, haben wir als eine allgemeine Eigenschaft des Rhizopodenkörpers kennen gelernt, die sich den Verhältnissen und Umständen entsprechend verschieden äußert. Bei den Thalamophoren wurde diese Stützsubstanz in Form einer kontinuierlichen Membran abgeschieden, bei den Heliozoen und Akantharien in Form radialer Stäbe, bei vereinzelten Rhizopoden wird nun die Sekretion ohne bestimmte topographische Regelung stattfinden und so zur Bildung von dem Protoplasma regellos eingestreuten Stäbchen führen, ein Fall, den wir bei Pelomyxa realisiert finden. Von hier aus ist dann nur ein Schritt zur peripheren Ablagerung und Verwendung der Sekretkörper zur Bildung einer Hülle oder Schale. Im Anschluß an ein mit solchen Sekretkörpern durchsetztes Protoplasma kann sich der Bau der Mosaikschale ebenso leicht und natürlich entwickeln, wie von dem mit gefressenen Fremdkörpern angefüllten Sarkodekörper aus der Bau der Sandschale. Auffallend bleibt nur das isolierte Auftreten der Mosaik-

1) *Vergl.* Bütschli, Protozoa, S. 105.

schalen; Quadrula, Euglypha, Trinema, Cyphoderia stehen unvermittelt zwischen den Rhizopoden mit Cuticulaschale ihrer nächsten Verwandtschaft, ebenso unvermittelt findet sich zwischen den sandschaligen Formen des Difflugientypus die Difflugia spiralis, welche ihr Gehäuse aus selbstgebildeten Stäbchen zusammensetzt und in noch höherem Grade gilt dies von Carterina, die als fremdartige Erscheinung zwischen den hochentwickelten sand- und kalkschaligen Thalamophoren dasteht. Wir stehen hier abermals vor einem dunklen Punkt auf dem Gebiete der Mosaikschalen, der erst dann aufgeklärt werden wird, wenn wir das Wesen der den Mosaikbau der Rhizopodenschalen bedingenden Ursachen erkannt haben werden.

Bütschli versucht die Mosaikschalen der Süßwasserrhizopoden in nähere genetische Beziehung zu den mit Reliefstrukturen der Oberfläche versehenen Cuticulaschalen zu bringen; er sagt [1]): „Die ersten Andeutungen solcher feineren Strukturen an chitinösen Schalen treten uns entweder als eine Bedeckung der äußeren Schalenoberfläche mit feinen Höckerchen entgegen (Pyxidicula Ehrbg.) oder als eine zarte Strichelung der Schalenoberfläche (Plectophrys Entz) oder auch als eine feine retikuläre oder areoläre Zeichnung der Außenseite (so Pseudochlamys, einige sogen. Difflugien, triangulata Lang. und carinata Arch.). Von diesen feinen Strukturverhältnissen, welche, wie es scheint, auf die Schalenoberfläche beschränkt sind, leiten sich jedoch wohl die Einrichtungen einer Reihe weiterer Formen ab, bei welchen die Schale aus feinen Plättchen aufgebaut ist, die wohl den durch die erwähnten reticulären Zeichnungen umschriebenen Feldchen entsprechen dürften.“ Uns erscheint diese Auffassung für die Mosaikschalen der Süßwasserrhizopoden und Carterina nicht zulässig und zwar wegen des eigenartigen Bildungsvorganges derselben. Daß die Bausteine derselben ursprünglich im Inneren des Sarkodekörpers angelegt und dann erst nach außen gebracht und zur Schale zusammengesetzt werden, scheint uns zu deutlich für die prinzipielle Eigenartigkeit und unsere Ableitung dieser Mosaikschalen zu sprechen, ebenso wie gegen etwaige Beziehungen derselben zu Cuticulaschalen. Die Bildung einer kontinuierlichen Schale in den peripheren Schichten ist zu verschieden von der Bildung einzelner Bausteine im Inneren des Weichkörpers, als daß der Übergang der ersteren Bildungsart in die letztere durch einfachen Zerfall der Schale einleuchten könnte.

1) Bütschli, Protozoa, S. 19.

Wenn wir also hiermit der Annahme eines Zusammenhanges zwischen der Schalenfelderung und dem Mosaikbau der in Rede stehenden Thalamophoren nicht das Wort reden, so scheint uns eine derartige Vergleichung bei den Mosaikschalen der Sphärocapsiden schon eher anwendbar. Wie wir oben erwähnten, sind die Schalenplättchen der Sphärocapsiden häufig konkav, so daß ihre zusammenstoßenden Ränder ein erhabenes Leistenwerk bilden, welches die die Plättchen in der Mitte durchsetzenden Poren umzieht. Dieses Leistenwerk nun folgt den Gesetzen der Blasenmechanik (Fig. 238 u. 239), und auch da, wo die Plättchen flach sind, läßt sich im großen und ganzen das Gleiche an den Grenzen derselben beobachten (Fig. 236). Diese Befunde berechtigen uns zu der Annahme, daß die Schalen der Sphärocapsiden unter dem formenden Einfluß der Blasenspannung entstehen, wie die verschiedenartigen im vorhergehenden Abschnitte besprochenen Fälle. Sie werden im Protoplasma unterhalb einer Vakuolenschicht secerniert werden, jedes Plättchen entspricht der unteren Wand einer Vakuole. Die morphologische Verwandtschaft des Mosaikbaues der Sphärocapsidenschalen mit dem der gleichen Ursache der Blasenspannung den Ursprung verdankenden Oberflächenrelief bei Cuticulaschalen geht aus der Betrachtung prägnanter Fälle der letzteren Art klar hervor. Besonders schön sind Reliefstrukturen in der Thalamophorengruppe der Lagenen entwickelt. So zeigt Figur 240 eine Form, bei welcher nur an der aboralen Hälfte der Schale eine Vakuolenschicht des extrakortikalen Protoplasmas ihren Abdruck hinterlassen hat, bei Figur 241 ist die ganze Schalenoberfläche in, den Grundflächen auflagernder, dichtgedrängter Vakuolen entsprechende, Felder eingeteilt und Figur 242 macht schon ganz den Eindruck einer Mosaikschale. Der Unterschied zwischen einer solchen Thalamophorenschale mit oberflächlicher Felderung und einer Sphärocapsidenschale besteht nur darin, daß im ersteren Falle die Kontinuität der Schale noch gewahrt bleibt, während im letzteren Falle jede Vakuole an ihrem Grunde einen isolierten Baustein abscheidet.

Die Struktur der Sphärocapsidenschale drängt uns jedoch noch eine andere Erwägung auf. — Jedes Plättchen wird in der Mitte von einer Pore durchbohrt, welche jedenfalls einem durchtretenden Pseudopodium entspricht. Einen ähnlichen Befund hatten wir früher schon bei Thalamophorenschalen kennen gelernt, dort kam es vor, daß die Kalkschale in prismatische Stücke zerfiel, von denen jedes in der Mitte von einem Porenkanal durch-

setzt wird (vergl. Fig. 22 u. S. 228). Wir hatten diesen Befund dadurch erklärt, daß wir annahmen, daß die Basen der zahlreichen vom Rhizopodenkörper ausstrahlenden Pseudopodien als ebensoviele separate Schalenmaterial abscheidende Centra auftreten, jedes prismatische Schalenstück ist das Werk eines, seiner centralen Pore entsprechenden Pseudopodiums. Es erscheint uns sehr wahrscheinlich, daß dieser Faktor auch bei der Bildung der Sphärocapsidenschale eine Rolle spielt und in Gemeinschaft mit dem Einfluß der Vakuolen deren charakteristischen Bau bedingt; bald wird der eine, bald der andere Bildungsfaktor mehr in den Vordergrund treten. Ein kombiniertes Auftreten der beiden Faktoren zu Grunde liegenden Bedingungen erweist sich bei eingehender Erwägung wahrscheinlicher, als es auf den ersten Blick erscheint und ganz plausibel, denn daß in einem Sarkodestrang resp. Pseudopodium an dessen basalem Ende eine Vakuole auftritt, ist sehr leicht möglich. Der Sarkodestrang wird dann an dieser Stelle zur Vakuole resp. deren Wand aufgebläht; am proximalen Pole tritt die Sarkodeströmung an die Vakuole heran, umspült dieselbe als Wandbeleg, um sich am distalen Pole wieder zu sammeln und als solider Strang seinen Weg fortzusetzen. Findet an den unteren proximalen Teilen solcher Pseudopodienvakuolen Skelettbildung statt, so entstehen Plättchen, wie sie die Sphärocapsidenschalen zusammensetzen (Fig. 238 u. 239), die jedes Plättchen in der Mitte und am Grunde durchsetzende Pore bezeichnet die Stelle, wo der Sarkodestrom, der sich hier den Weg offen hält, in die Vakuolenwand eintritt. So etwa wird man sich die Entstehung der Mosaikschalen der Acanthariengruppe der Sphärocapsiden zu denken haben, eine sorgfältige Untersuchung des lebenden Weichkörpers bleibt natürlich auch hier dringend erwünscht.

Die endlich bei einer Reihe von Heliozoenformen vertretenen, aus Kieselkörpern verschiedener Form gebildeten Mosaikhüllen schließen sich den Spiculumhüllen der übrigen Heliozoen an. Kleine, bei verschiedenen Heliozoen vertretene Dreistrahler, Vierstrahler und Stabnadeln führen allmählich zu den Stäbchen, Plättchen und Kügelchen der Mosaikhüllen hinüber (Fig. 233) und wenn auch hie und da etwas eigenartigere Kieselelemente eine Mosaikhülle zusammensetzen (Fig. 234), so werden sie auf etwas modifizierte Verhältnisse des Sarkodekörpers zurückführbar sein. —

Wir sind also zu dem Resultate gekommen, daß nicht sämtliche Mosaikschalen einen einheitlichen, durch dieselben Bildungs-

verhältnisse bedingten Gerüstbildungstypus bilden, sondern daß man die hierher gehörigen ähnlichen Erscheinungen zur Anbahnung eines kausalen Verständnisses in Gruppen sondern muß. Einen eigenartigen Gerüstbildungstypus scheinen allerdings, besonders im Hinblick auf ihre Entstehung, die bei Thalamophoren (Quadrula, Euglypha, Trinema, Cyphoderia, Difflugia, Carterina) vorkommenden Mosaikschalen zu bilden, während sich diejenigen der Acantharien (Sphärocapsiden) und Heliozoen in verschiedener Weise an die Vierstrahlergerüste anschließen.

---

# V. Abschnitt.

## Überblick über das Problem der Gerüstbildung in seiner Gesamtheit.

In den vorhergehenden 4 Abschnitten haben wir ebenso viele Gerüstbildungstypen konstatiert, ihrem Wesen nach geschildert und, wie wir hoffen und glauben, auch in mehr oder weniger vollständiger Weise erklärt. Sehen wir nun zu, welche Stelle diese Gerüstbildungstypen im Gesamtproblem der Gerüstbildung einnehmen. Dadurch, daß wir dieses in seinen Grundzügen übersichtlich darstellen, werden wir übersehen, welche Punkte wir erklärt haben und welche Fragen noch ihrer Lösung harren. Nachdem wir das Gebäude des Gesamtproblems klar durchschaut haben, werden wir die Lücken, welche noch auszufüllen sind, besser erkennen und hieraus die Gesichtspunkte entnehmen können, nach denen weiter- und einer vollständigen Lösung entgegengearbeitet werden muß.

Ein Vergleich aus der menschlichen Industrie wird uns das Verständnis des biologischen Prozesses erleichtern. — Bei der Herstellung menschlicher Bauten können wir 3 verschiedene Handlungen unterscheiden, die zur Vollendung des Werkes aufeinander folgen müssen und durch die die gleiche Zahl von Charakteren des fertigen Bauwerkes bedingt werden.

Erstens handelt es sich darum, das Baumaterial zu beschaffen und zuzubereiten. — Zuweilen ist die Zubereitung schon von der Natur besorgt und der Mensch braucht das fertige

Material nur den Naturobjekten zu entnehmen: hierher gehört das Holz und die verschiedenen Felsarten; oft bedarf es jedoch zur Herstellung desselben erst mehr oder weniger umständlicher Manipulationen: die Metalle müssen aus ihren Erzen gewonnen, der Kalk muß gereinigt, gebrannt und dann wieder mit Wasser versetzt, der Lehm muß gehörig zubereitet und mit Stroh u. dgl. untermischt und das Material zu den Backsteinen muß aus verschiedenen erdigen Bestandteilen zusammengemengt und dann gebrannt werden.

Zweitens handelt es sich darum, das Material zu Bausteinen von der gehörigen Form zu verarbeiten: man stellt Steine von verschiedener Form her, hölzerne Balken und Bretter und eiserne Stäbe, Platten, hohle Säulen und I-Träger.

Drittens endlich müssen diese Bausteine zum einheitlichen Gebäude zusammengefügt werden. Den verschiedenen Zwecken entsprechen verschiedene Bauarten: eine massive Festung ist sehr verschieden von einem luftigen Pavillon, ein zum Himmel anstrebender Dom ist anders gebaut wie ein den Bedürfnissen des täglichen Lebens dienendes Wohnhaus und einem einen Berg durchbohrenden Tunnel liegt eine andere Konstruktion zu Grunde, wie einer einen Fluß überspannenden Hängebrücke; außerdem unterscheidet man den ästhetischen Geschmacksrichtungen der verschiedenen geschichtlichen Epochen entsprechende Baustile: für den Kenner ist es ein Leichtes, den gotischen Stil vom romanischen und ein Gebäude der Rococcozeit von einem solchen der Renaissance zu unterscheiden. —

Ganz entsprechend liegen die Verhältnisse auch bei den Bauten der Organismen, auch bei der Gerüstbildung dieser kann man 3 Kategorien von Bildungsvorgängen unterscheiden, die sich gegenseitig in die Hände arbeiten. Nur durch das gemeinschaftliche Zusammenwirken derselben wird die Entstehung der mannigfachen Schalen und Skelette ermöglicht und unser Verständnis des Gesamtprozesses der Gerüstbildung wird wesentlich erleichtert und sein Problem klarer erfaßt und übersichtlicher gestaltet, wenn wir ihn in diese 3 Bildungssphären zerlegen. —

Zunächst müssen auch die Organismen das zu ihren Bauten notwendige Material gewinnen und je nach den Umständen mehr oder weniger direkt oder indirekt ihrer Umgebung entnehmen und verwenden. Die auf Rechnung der hierher gehörigen Bildungsfaktoren zu setzenden und durch sie zu erklärenden Eigenschaften der Gerüste sind die chemische Be-

[illegible] Versuche über den [illegible] dunkelen Prozess [illegible]

Die zweite Etappe der Gerüstbildung, welche der Formung der einzelnen Bausteine und deren Zusammenfügung zu den Teilen des Skelettes etwa entspricht, ist speziell das Gebiet, welches wir in den vorstehenden 4 Abschnitten dieser Arbeit ausführlich behandelt haben. Wir unterscheiden 4 Typen der Gerüstbildung, 4 verschiedene Methoden, nach denen die Skelette in ihren einzelnen Teilen aufgebaut werden.

Die Typen der Cuticularschale und des Achsengerüstes zeigen nähere Verwandtschaft miteinander und vereinigen sich, von höherem Standpunkt aus betrachtet, zu einem Typus höherer Ord-

nung. Beiden liegt die Fähigkeit des Rhizopodenkörpers zu Grunde, chitinig-hornige Stützsubstanz abzuscheiden und diese Abscheidung durch funktionelle Anpassung unter der trophischen Reizwirkung topographisch zu regeln. Die Verschiedenheiten der beiden Schwestertypen, welche sich in der Entwickelung einer tangentialen Stützmembrau bei der Cuticulaschale und radialer Stützstäbe beim Achsengerüste ausprechen, entsprechen den Verschiedenheiten des Körperbaues zweier großer Rhizopodengruppen, die es bewirken, daß sich der im Prinzip gleiche Bildungsvorgang in zwei verschiedenen Art und Weisen äußert, die den Bauverhältnissen der Weichkörper, in denen sie auftreten, Rechnung tragen. Wir haben die beiden Typen der Cuticulaschale und des Achsengerüstes durch das Roux'sche Prinzip der funktionellen Anpassung zu erklären versucht, dasselbe hat sich uns hier als brauchbar und fruchtbar erwiesen dadurch, daß es uns für die Betrachtung der Befunde auf einen höheren allgemeinen Standpunkt erhob, eine im strengen Sinne mechanisch-ätiologische Erklärung kann es jedoch immer noch nicht leisten. Ob unsere Deutung der Wahrheit entspricht, erscheint uns selber sehr problematisch, wir wollen nur wünschen, daß unsere Betrachtungsweise zum weiteren Forschen und Nachdenken über das Problem anregen möge.

Eine rein mechanische Erklärung waren wir dagegen imstande für den Vierstrahlertypus zu geben. Wir hatten erkannt, daß der Vierstrahlertypus den organisierten Körpern und mithin auch den in denselben entstehenden Gerüsten durch die Kräfte der Blasenspannung aufgeprägt wird und die beobachteten morphologischen Befunde der Gerüste im einzelnen auf die sich aus den Gesetzen der Flüssigkeitsmechanik ergebenden Regeln zurückgeführt.

Für einen Teil der Mosaikschalen konnten wir ebenfalls die Blasenspannung als formende Ursache nachweisen, der Rest schien hingegen einen eigenartigen Gerüstbildungstypus für sich zu bilden, in bezug auf dessen Erklärung wir jedoch nur erst Andeutungen und Fingerzeige geben konnten.

Auch bei den Phäodariengerüsten konnten wir zahlreiche Formverhältnisse auf die überall ihren Einfluß geltend machende Blasenspannung zurückführen, viele Befunde mußten wir aber bei ihnen auch vorläufig noch unerklärt lassen. Die Phäodarien besitzen weit mannigfaltigere und zum Teil auch kompliziertere Gerüste, wie die übrigen Radiolariengruppen, und wir können

unsere Ansicht über dieselben vorläufig nur dahin aussprechen, daß höchst wahrscheinlich auch die meisten bis jetzt noch unerklärten Formverhältnisse durch die Kräfte und Gesetze der Flüssigkeitsmechanik bedingt sein werden. Bei den Phäodarien werden nur die Verhältnisse der letzteren verwickelter liegen, die Differenz und der Stoffaustausch zwischen den verschiedenen Partien des Sarkodekörpers und zwischen diesem und dem umgebenden Medium wird stärker und reger sein und Schichtenbildung, Diffusionsströmungen, Entmischungsvorgänge, Tropfenausscheidung und Blasenbildung, lokale und totale Schwankungen der Oberflächenspannung etc. etc. werden in der mannigfaltigsten Weise ineinandergreifen. Es kommt hierdurch für das Gerüst ein Komplex von Bildungsfaktoren zustande, der komplizierter ist und tiefer in die inneren Lebensprozesse eingreift, wie bei den Polycystinen, wo die Verhältnisse einfacher und klarer und mehr an der Oberfläche des Komplexes von Prozessen, den wir mit dem Namen des Lebens bezeichnen, liegen. Gerade die Phäodariengerüste bilden daher noch ein sehr lohnendes und zum weiteren Vordringen anreizendes Arbeitsgebiet, eine ganze Anzahl der sich bei ihnen bietenden Formverhältnisse konnten wir bereits den durch Blasenspannung erklärten Bildungen anreihen und wir zweifeln nicht daran, daß durch ernsthafte Arbeit in der von uns bezeichneten Richtung unter anderem auch für alle morphologischen Differenzierungen der Phäodariengerüste mit der Zeit die kausale Begründung gefunden werden wird. Die hier und in verwandten Gebieten zu befolgende Forschungsmethode läßt sich in der Parole zusammenfassen: S t u d i u m d e r F l ü s s i g k e i t s - m e c h a n i k , B e o b a c h t u n g u n d U n t e r s u c h u n g d e r O r g a n i s a t i o n s v e r h ä l t n i s s e , v e r g l e i c h e n d e S c h l u ß - f o l g e r u n g v o n j e n e m G e b i e t a u f d i e s e s.

Endlich ist noch ein Gerüstbildungstypus zu nennen, für dessen mechanisches Verständnis wir bis jetzt noch keine Gesichtspunkte finden konnten und den wir daher auch zunächst beiseite gelassen haben. Es ist dies der Typus, nach welchem die Hexactinellidenspicula und -gerüste gebaut sind, und der durch 3 sich in einem Punkte rechtwinklig kreuzende, den 3 Dimensionen des Raumes entsprechende Strahlen gegeben ist (Fig. 85). Die Lösung des Hexactinellidenproblems ist noch von der Zukunft zu erhoffen, dasselbe fordert ebenfalls den Scharfsinn des Forschers als lohnende Aufgabe heraus.

Wollen wir unsere Parallele zwischen tierischen Skeletten und

menschlichen Bauten auch auf die einzelnen Gerüstbildungstypen ausdehnen, so können wir die tangential und flächenhaft entwickelte Cuticulaschale etwa mit einem Bretterbau vergleichen, der bei den meisten Thalamophoren noch durch Kalk verstärkt wird. Das Achsengerüst bietet viele Vergleichspunkte mit einem auf Stangen errichteten Zeltbau (vergl. S. 284—291) und die eleganten luftigen und formenreichen Spiculum- und Balkengerüste des Vierstrahler- und Hexactinellidentypus lassen sich den aus Eisenstäben bestehenden, die Festigkeit mit der Eleganz vereinigenden Konstruktionen an die Seite stellen, wie sie durch das Ingenieurfach zu Brücken, Turmbauten und manchen anderen Zwecken dienenden Gerüstwerken in Anwendung gebracht werden. Bei den Mosaikschalen endlich drängt sich ganz von selbst der Vergleich mit Bauwerken auf, deren Wände durch aneinander gefügte regelmäßig geformte Bausteine gebildet werden. Die Wände der Mosaikschalen entsprechen den Kunstmauern der Neuzeit im Gegensatz zu den mit ihnen im übrigen viele Übereinstimmung zeigenden Sandschalen, die wir zu den Cyklopenmauern der Urzeit in Parallele stellten. —

In den vorhergehenden Abschnitten dieser Arbeit haben wir uns fast ausschließlich mit der soeben noch einmal kurz skizzierten 2. Bildungssphäre der Gerüste beschäftigt, wir haben die Ursachen zu ergründen gesucht, welche den konstituierenden Teilen derselben ihre charakteristische Form aufprägen und sie in bestimmter Weise zu den verschiedenen Skelettpartien zusammenfügen, die Frage nach den Ursachen, welche den Skeletten ihre Gesamtform und ihren ganzen äußeren Habitus verleihen, haben wir nur hie und da einmal gestreift. Unsere Arbeit würde jedoch zu unvollständig sein, wenn wir es nicht wenigstens versuchten, uns auch ein Bild von der Bildungsmechanik auch der äußeren Gesamtform unserer Organismenschalen zu entwerfen, welcher die 3. Kategorie der Bildungsfaktoren entspricht, deren Resultat, eben die ganze Bauart und den äußeren Habitus, wir, unserem Vergleiche folgend, mit den Baustilen der menschlichen Architektonik zu parallelisieren haben.

Wir werden sehen, daß sich uns auch für dieses Gebiet ein kausales Verständnis eröffnet, wenn wir nur den richtigen Forschungsweg einschlagen. Auch in den hierher gehörigen Fragen ist es wieder vor allem die Flüssigkeitsmechanik, welche uns den Schlüssel zur Lösung in die Hand giebt, die Schlußfolgerung ist einfach: der Sarkodekörper der Rhizopoden, um die es

sich für uns zunächst handelt, besitzt zähflüssigen Aggregatzustand, folglich haben für ihn die Gesetze der Flüssigkeitsmechanik Geltung. Daß dies für den inneren Bau des Sarkodekörpers zutrifft, haben wir bereits an dem Vierstrahlertypus dargethan, den wir durch ein Kapitel der Flüssigkeitsmechanik, die Blasenspannung, erklären konnten; im folgenden werden wir sehen, daß wir auch die äußere Gestalt, die in den Schalen ihren festen Ausdruck findet, unserem kausalen Verständnis näher bringen können durch folgerichtige Anwendung der Physik der Flüssigkeitsmechanik auf die Morphologie der biologischen Befunde.

Die beiden Hauptquellen für die äußere Gestaltung, nicht nur der Rhizopoden, sondern flüssiger Körper überhaupt, sind die Oberflächenspannung und die Schwerkraft[1]). Bereits bei Gelegenheit der Erörterung der Mechanik der Pseudopodienbildung hatten wir den Begriff der Oberflächenspannung kurz zu erläutern gesucht, wegen seiner Bedeutung für den im folgenden zu behandelnden Gegenstand kommen wir aber hier noch einmal auf ihn zurück. Dadurch, daß wir gleich im Eingang die nötigen physikalischen Begriffe ins Gedächtnis zurückrufen, ersparen wir uns spätere immerwährende Wiederholungen.

Was man unter Kohäsion und Adhäsion zu verstehen hat, ist allgemein bekannt. Kohäsion ist die Anziehung, welche zwischen den kleinsten Teilen ein und desselben Stoffes resp. Körpers stattfindet, die Kraft, welche innerhalb dieses Körpers wirksam ist und ihn zu einem einheitlichen Ganzen zusammenhält; Adhäsion dagegen ist die Anziehung, welche zwischen zwei verschiedenen Stoffen resp. Körpern stattfindet, die Kraft, welche auf der Grenze, zwischen den Berührungsflächen dieser beiden Körper wirksam ist und dieselben aneinanderkettet. Die Differenz zwischen Kohäsion und Adhäsion ist nun das, was man unter Oberflächenspannung versteht, die Oberflächenspannung eines flüssigen Körpers ist der Rest, welcher übrig bleibt, wenn man die Adhäsion zwischen ihm und dem anstoßenden Körper resp. Stoff von der ihm innewohnenden Kohäsion abzieht, oder, noch besser ausgedrückt, die Oberflächenspannung eines Körpers ist die durch den antagonistischen Kräftefaktor

1) Vergl. auch Berthold, Protoplasmamechanik, drittes Kapitel.

der Adhäsion in ihrer Wirkungsintensität geregelte Kohäsion. Die Kohäsion strebt nach einer Zusammenziehung, einer Centralisierung eines Körpers, sie ist das centripetale Prinzip; die Adhäsion zwischen einem Körper und einem anderen, an einer bestimmten Stelle an ihn angrenzenden Körper resp. Stoff strebt nach einer möglichst innigen Verbindung beider, nach einer Vergrößerung der Berührungsfläche, sie ist das centrifugale Prinzip. Ist hier die Adhäsion gleich Null, so tritt die Kohäsion in ihrer Wirkung unbeeinträchtigt in Kraft: die Oberflächenspannung ist die stärkste, die Oberflächenentfaltung die kleinstmögliche, der Körper bewahrt Kugelform; ist die Adhäsion ebenso stark oder noch stärker wie die Kohäsion, so wird diese gänzlich aufgehoben: die Oberflächenspannung ist gleich Null, die Oberflächenentfaltung wird unendlich groß, d. h. der Körper geht in den angrenzenden Stoff in Lösung über. Zwischen diesen beiden Extremen sind alle Grade der Oberflächenspannung und der Oberflächenentfaltung möglich, beide stehen immer in umgekehrtem Verhältnis zu einander: je stärker die Oberflächenspannung, um so geringer ist die Oberflächenentfaltung; je schwächer die Oberflächenspannung, um so ausgiebiger ist die Oberflächenentfaltung an der betreffenden Körperstelle.

Sind bei einem flüssigen Körper der Stoffaustausch die, chemischen Beziehungen zwischen ihm und einem angrenzenden Stoff rege, so wird hier auch im allgemeinen die Adhäsion stark sein und es, entgegen der zusammenziehenden, centralisierenden Tendenz der Kohäsion, zu einer Vergrößerung der Grenzfläche bringen, was sich in dem Ausfließen von Körperfortsätzen ausspricht: die Oberflächenspannung ist an der betreffenden Stelle eine geringere und dies ist von einer entsprechenden Vergrößerung der Oberfläche durch eine Bereicherung des Oberflächenreliefs begleitet. Bei einem Rhizopodenkörper, der in physikalischer Hinsicht einem Protoplasmatropfen entspricht, pflegt der biologische Sprachgebrauch die infolge verminderter Oberflächenspannung hervorfließenden Fortsätze als Pseudopodien zu bezeichnen. Bei einem amöbinen Rhizopodenkörper finden bald an diesen, bald an jenen Stellen Stoffwechselprozesse, chemische Beziehungen zur umgebenden Außenwelt statt und fließen infolge verminderter Oberflächenspannung Pseudopodien aus und hierdurch nach und nach der ganze Körper bald in dieser, bald in jener Richtung fort. Durch Schalenbildung verkörpert und fixiert werden diese bekannten primitiven amöbinen Formen bei den Astrorhiziden (Fig. 251). Eine solche

primitive Astrorhizaschale imponiert auf den ersten Blick als einfache Sandinkrustierung eines Rhizopoden mit ausgestreckten Pseudopodien.

Auf den wichtigen Gesichtspunkt, daß die Bildung der Pseudopodien eines Sarkodekörpers auf den Grad der Oberflächenspannung zurückzuführen ist, hat zuerst Berthold in seiner „Protoplasmamechanik" hingewiesen. Es ergiebt sich hieraus eine überraschende und der gewöhnlichen Vorstellung über Pseudopodienbildung zuwiderlaufende Konsequenz. Wenn wir die Oberflächenspannung in ihre beiden Komponenten zerlegen, so ist die Oberflächenverringerung erstrebende Kohäsion die bewirkende Ursache der Einziehung der Pseudopodien, die eine Oberflächenvergrößerung anstrebende Adhäsion dagegen die bewirkende Ursache der Bildung, Ausstreckung und Verästelung der Pseudopodien. Es wird daher nur die Einziehung von dem Organismus innewohnenden Kräften bewirkt, die Ausstreckung dagegen hängt von peripheren Grenzkräften ab; genau genommen darf man daher auch nicht sagen, „die Pseudopodien werden ausgestreckt", sondern „sie werden ausgezogen". Es kommt uns dies Ergebnis im ersten Augenblick befremdend vor, weil wir gewohnt sind, uns die Ursachen aller Erscheinungen, die wir an einem Organismus wahrnehmen, unwillkürlich in diesen hineinzudenken — wir stoßen hier auf eine letzte, uns in unserem Denken noch unbewußt gebliebene schwache Spur des Begriffes der Lebenskraft. — So befremdend uns das Ergebnis aber auch im ersten Augenblick klingen mag, erweist es sich uns doch bei weiterem Nachdenken gleich als wertvoll, indem es uns zu einem befriedigenden mechanischen resp. chemischen Verständnisse der Nahrungsaufnahme der Rhizopoden führt. Zur Ernährung des Sarkodeleibes eines Rhizopoden, zur Assimilation werden diejenigen Stoffe am geeignetsten sein, welche möglichst viele von den Bestandteilen enthalten, aus denen sich auch die Sarkode zusammensetzt, welche der Sarkode in chemischer Hinsicht am ähnlichsten sind — dies ergiebt sich schon aus dem Begriffe der „Assimilation". Zwischen solchen Stoffen und der Sarkode wird aber auch im großen und ganzen die Oberflächenspannung am geringsten sein. Ungenießbare, oft gar nicht lösliche Körper, wie Sandkörnchen, Glasstückchen, Holzpartikel etc., auf welche ein dahinfließender Rhizopode stößt, werden sich in der Regel nur rein mechanisch in den Sarkodekörper desselben eindrücken, um bei der nächsten Gelegenheit, ohne von der Sarkode benetzt zu sein, wieder fallen gelassen zu werden; die Oberflächenspannung zwischen ihnen und der Sarkode ist eben groß. Anders bei verwertbaren, organischen Partikeln der verschiedensten Art. Zwischen ihnen und der Sarkode wird die Oberflächenspannung von Anfang an geringer sein; bei einer stattfindenden Berührung eines derartigen Körpers durch ein Pseudopodium findet infolgedessen sofort Benetzung, meist auch bald Umfließung statt, bald werden Prozesse wechselseitigen Stoffaustausches vor sich gehen, Bestandteile des aufgenommenen Körpers werden in die Sarkode *und aus* dieser werden Bestandteile in den aufgenommenen Körper *übertreten*, die aneinandergrenzenden Partien von Fremdkörper und

Sarkode werden sich durch diesen gegenseitigen Ausgleich in ihrer chemischen Beschaffenheit immer ähnlicher die Oberflächenspannung in demselben Maße immer geringer, bis endlich bei dem weiteren Verlaufe dieser „Assimilation" die Grenze ganz verschwindet, der aufgenommene Körper in die Sarkode völlig in Lösung übergeht. Enthielt derselbe unverwendbare, durch den Assimilationsprozeß unangreifbare Bestandteile, so werden diese, sobald sie von aller aufnahmefähigen Substanz entblößt sind, da dann zwischen ihnen und der Sarkode keine Beziehungen mehr stattfinden, bei nächster Gelegenheit von dem Sarkodekörper fallen gelassen. — Von unserem Standpunkte aus gewinnen wir auch ein Verständnis für die merkwürdige Thatsache, daß die Pseudopodien Nahrungskörper, welche sich in einiger Entfernung von ihnen befinden, sozusagen aufspüren und zielbewußt direkt nach ihnen hinfließen. Von einem solchen im Wasser liegenden Nahrungskörper werden Teile in dasselbe in Lösung übergehen, es wird um ihn eine von ihm aus radialwärts allmählich an Konzentration abnehmende Lösungssphäre entstehen; hat ein Pseudopodium die äußere Grenze einer solchen Lösungssphäre erreicht, so wird es infolge einer hier stattfindenden Abnahme der Oberflächenspannung in dieselbe hineinfließen und durch die in dieser Richtung stetig stärker werdende Konzentration und infolgedessen stetig abnehmende Oberflächenspannung radialwärts nach dem Centrum fortgeleitet werden, bis es den dieses bezeichnenden Nahrungskörper erreicht hat. — Wir sehen, der Vorgang der Nahrungsaufnahme bei den Rhizopodenkörpern ist nicht als ein einseitiger, ausschließlich von dem Protist ausgehender, sondern als ein wechselseitiger aufzufassen; mit demselben Rechte, wie wir sagen können, daß ein Pseudopodium nach einem Nahrungskörper hinfließt, sich nach ihm ausstreckt und ihn in sich aufnimmt, können wir auch sagen, daß der Nahrungskörper das Pseudopodium an sich heranzieht und sich in es hineindrängt — im Grunde ist beides zugleich der Fall. — Als interessantes Beispiel einer Nahrungsaufnahme weisen wir noch auf das „Aussaugen" der Spirogyrazellen durch Vampyrella hin. Außer den Rhizopoden dürften auch die großen, ja auch schon verschiedentlich beobachteten Plasmodien der Myxomyceten gute Untersuchungsobjekte abgeben. — Wir glauben die soeben skizzierte Auffassungsweise als geeigneten und lohnenden Ausgangspunkt empfehlen zu sollen, der Physiologie der Nahrungsaufnahme und Assimilation zunächst bei den relativ einfachen Verhältnissen bei den Rhizopoden, auf chemisch-physikalischem Wege, d. h. mit kausaler Erklärung einen Schritt näher zu treten.

Dies möge über die Physik der Oberflächenspannung genügen, sehen wir nun zu, was wir mit ihr in der Erklärung der Formen der Rhizopoden und ihrer Schalen ausrichten können.

Die einfachste Form ist die einer Kugel, wir finden dieselbe bei einer großen Menge von Radiolarien, fast allen Heliozoen und verschiedenen Thalamophoren; wo es zur Bildung einer zusammenhängenden Schale kommt, überträgt sich die Kugelform dann

auch auf diese (Fig. 42—46, 59, 60, 62, 66, 93—95, 102—1[illegible] 126—128, 191—194, 204—206, 215—217, 226, 233, 235, 2[illegible] 244, 273, 275). Der Sarkodetropfen des Rhizopodenkörpers wi[illegible]r in diesen Fällen durch die allseitig gleichmäßig wirkende Ob[illegible] flächenspannung in seiner Hauptmasse zur Kugel zusammen[illegible]e halten, nur da, wo durch die chemischen Prozesse des Stoffwe[illegible]h sels die Oberflächenspannung lokal verändert und zwar vermind[illegible]rt wird, kommt es zur Ausziehung von Pseudopodien. Dieselben si[illegible]nd meist zahlreich und gleichmäßig über die Oberfläche des ku[illegible]ge- ligen Körpers verstreut und umgeben ihn mit einer Strahlen- sphäre, oft beteiligen sie sich auch an der Skelettbildung, indem in ihnen Gerüstsubstanz zur Abscheidung kommt. Es werden dann die Formen der Pseudopodien als von der Kugelschale aus- strahlende Stacheln, Stachelbüschel und Stachelbesen oder auch knorriger Apophysen konserviert (Fig. 45, 50, 59—62, 66, 112, 113, 119—125, 215, 226—228 u. S. 386—388).

Bei Radiolarien sind die Stacheln häufig nicht gleich groß und zu vielen gleichmäßig über die Schale verstreut, sondern es sind eine beschränkte Anzahl durch besonders starke Ausbildung und regelmäßige Stellung ausgezeichnete Stacheln vorhanden. Hier- durch kommt es zur Ausprägung bestimmter durch die Stacheln gekennzeichneter Achsen und in zahlreichen Fällen macht die von den Pseudopodien und Stacheln ausgehende Achsendifferenzierung auch auf den centralen Weichkörper und die Kugelschale einen entsprechend umformenden Einfluß geltend. Folgendes sind die 3 bemerkenswertesten Typen der Achsendifferenzierung:

1) 6, den Achsen eines Oktaeders entsprechende Hauptstacheln strahlen nach den 3 Dimensionen des Raumes aus (Fig. 103, 108, 205); wird die Gestalt der Schale selbst beeinflußt, so werden die zwischen den Stacheln liegenden Schalenflächen abgeplattet, die Schale nimmt die Form eines Oktaeders an, von dessen Ecken die 6 Stacheln ausgehen.

2) In einer Äquatorealebene der Schale liegen in gleichen Ent- fernungen von einander 4 Hauptstacheln, die die Äquatorealebene in 4 rechtwinklige Sektoren einteilen und, bis zum Mittelpunkte fortsetzt gedacht, ein rechtwinkliges Stachelkreuz ergeben (Fig. 104, 107). Bei Übertragung dieser Achsendifferenzierung auf die Schale ergiebt sich eine einseitig-starke Entwickelung derselben in der Äquatorealebene, während das Wachstum in der senkrecht auf dieser stehenden Richtung zurückbleibt. Das Resultat sind flache Scheiben, bei denen die konzentrischen Schalen nicht mehr als

ganze Kugelschalen, sondern als Ringe entwickelt sind (Fig. 225, 227).

3) Es sind nur 2 Hauptstacheln ausgebildet, die sich an 2 Polen der Schale gerade gegenüberstehen. Wird die Gestalt der Schale beeinflußt, so wird sie in der Richtung der durch die beiden Polstacheln bezeichneten Hauptachse in die Länge gestreckt. Besteht das Gerüst aus einem System mehrerer konzentrischer Schalen und wird das einseitige Wachstum in der Richtung der Hauptachse noch mehr gesteigert, so wird die erste centrale Schale nicht mehr von ganzen Hohlschalen umhüllt, sondern es kommen von den letzteren nur noch polare Kuppelaufsätze zur Ausbildung.

Weniger augenfällig, aber auch sehr verbreitet ist das Vorkommen von Schalen mit mehr als 6 regelmäßig gestellten Stacheln (Fig. 102, 109, 217, 226), die dann ohne Grenze in Schalen mit zahlreichen, gleichmäßig und ohne bestimmte erkennbare Regel verteilten Stacheln übergehen. Bei Beeinflussung der Schale durch solche Achsendifferenzierungen entstehen verschiedenartige polyedrische Schalenformen, Dodekaeder, Ikosaeder etc. etc. mit von den Ecken ausstrahlenden Stacheln; besonders charakteristisch sind solche Schalenformen für die Phäodariengruppe der Circoporiden.

Wie haben wir uns die regelmäßige Anordnung der Stacheln, die Achsendifferenzierung der Schalen zu erklären? — Ein Stachel bezeichnet die Stelle, wo vom Weichkörper eine Sarkodeströmung, ein Pseudopodium ausging, in welchem der Stachel abgeschieden wurde; ein Pseudopodium verdankt einer lokalen Verminderung der Oberflächenspannung den Ursprung, und die lokale Veränderung der Oberflächenspannung wird wieder durch eine an der betreffenden Stelle durch Stoffwechselvorgänge hervorgerufene Veränderung in der chemischen Beschaffenheit der Sarkode bedingt sein. An jeder solchen Lokalität, von der infolge verminderter Oberflächenspannung ein Pseudopodium ausgeht, vollzieht sich der die Verminderung der Oberflächenspannung nach sich ziehende Stoffwechselprozeß und die durch ihn bedingte chemische Umsetzung für einen gewissen Umkreis des Sarkodekörpers, an der Lokalität jedes Pseudopodiums findet der Umsatz von Spannkräften in lebendige Kräfte für ein bestimmtes, größeres oder kleineres, Gebiet statt, dessen Centrum eben durch das Pseudopodium gegeben ist. Jedes Pseudopodium beherrscht so als Mittelpunkt in chemischer Hinsicht ein bestimmtes Gebiet resp. einen Sektor des Sarkodekörpers, ebenso wie wir dies in mechanischer

Hinsicht für die Acantharienstacheln konstatieren konnten (S. 288). Es werden daher die Pseudopodien im allgemeinen möglichst weit voneinander abstehen, und hieraus ergiebt sich ganz von selbst eine regelmäßige Anordnung derselben. — Wo in unserem Falle Entwickelung stattfindet, da wird sie von zahllosen, gleichmäßig verteilten Pseudopodien zur Verminderung und deutlich erkennbaren bestimmten Anordnung derselben fortschreiten. Der primitivste und indifferenteste Zustand ist ein kugelrunder Sarkodekörper, von dessen Oberfläche zahllose gleichmäßig verteilte, dicht nebeneinander stehende und gleich stark entwickelte Pseudopodien ausstrahlen. Die Wahrscheinlichkeit zur Störung des Gleichgewichts zwischen den vielen Pseudopodien ist nun aber sehr groß, durch untergeordnete, zufällige Umstände wird der Chemismus des Stoffwechsels und der Sarkodeeruption an diesem und jenem Punkte etwas stärker ausfallen. Nachdem dann einmal eine Ungleichheit eingerissen, eine Anzahl von Pseudopodien in der Ausbildung begünstigt sind, werden diese die schwächeren ihrer Umgebung an sich reißen, keine anderen neben sich dulden und so den Stoffwechsel eines zu ihrer Stärke im Verhältnis stehenden Umkreises in sich vereinigen. Dieser „Kampf ums Dasein“ zwischen den Pseudopodien und die mit ihm Hand in Hand gehende Verringerung der Pseudopodienanzahl wird so lange weitergehen, bis eine Anzahl gleich starker, von gleich großen Gebieten umgebener, also möglichst weit voneinander entfernter Pseudopodien resultiert, mit einem Worte, bis das Gleichgewicht hergestellt ist. Geschieht dies frühzeitig, so haben wir zahlreiche regelmäßig verteilte Pseudopodien und eventuelle polyhedrische Formgestaltung des Weichkörpers. Bleiben zuletzt nur 6 Hauptpseudopodien übrig, so müssen dieselben notwendig den Oktaederachsen entsprechend angeordnet sein; restieren nur 4 Hauptpseudopodien, so stellen sich dieselben in eine Äquatorealebene rechtwinklig zu einander, so daß sie 4 Quadranten abgrenzen; macht sich die Begünstigung der Äquatorealebene auf den ganzen centralen Körper geltend, so wird derselbe linsenförmig abgeflacht; geht die Reduktion der Pseudopodien endlich bis zur Zweizahl, so stehen die beiden Pseudopodien an 2 einander gegenüberliegenden Polen, jedes beherrscht eine Hemisphäre des kugeligen Weichkörpers, der eventuell in seiner Gestalt auch selbst beeinflußt werden und sich in der Richtung der Hauptachse in die Länge strecken kann. So etwa, durch Einführung des Gleichgewichtsverhältnisses als regulativen Prinzips, können wir uns die Achsen-

differenzierung der Rhizopodenkörper und ihrer Gerüste plausibel machen.

Der Vorgang der Achsendifferenzierung wird sich natürlich an den verschiedensten Stellen der ungeheuren Rhizopodenverwandtschaft selbständig abgespielt und oftmals wiederholt haben, die verschiedenen Grundformen finden sich in den verschiedensten Gruppen, und es wird niemandem einfallen, sie für natürliche Verwandtschaftsgruppen zu halten. — Wo sich während der Lebensgeschichte eines und desselben Individuums in geringerem oder größerem Umfang eine Achsendifferenzierung abspielt, da wird es vermutlich sogar nur von dem Zeitpunkt der Abscheidung des Gerüstes abhängen, welche Form bei dem betreffenden Individuum durch das Skelett fixiert wird. Es braucht dies durchaus nicht immer das Endstadium der Entwickelung zu sein, sondern es können sehr gut auch Durchgangsstadien durch die Gerüstbildung verewigt werden, und möglicherweise kann infolge individueller Schwankungen in dem Zeitpunkt der Gerüstabscheidung dieselbe Art ganz verschiedene Gerüstformen produzieren! Auch ein unvermitteltes Auftreten äußerer Achsendifferenzierungen ist denkbar. Außerdem ist es sehr leicht möglich, daß auch die Ansammlung und Verteilung der Gerüstsubstanz selbst direkt durch Gleichgewichtsverhältnisse geregelt wird, ebenso wie der Chemismus, welcher die Veränderung der Oberflächenspannung bedingt, oder daß vielleicht beides in gewisser Korrelation steht. Alles dies sind sehr wichtige Fragen. Wir wollen uns hier damit begnügen, die unserer Meinung nach maßgebenden Gesichtspunkte angegeben zu haben, ohne uns in weitere Spekulationen zu verlieren, die doch keinen reellen Wert haben würden.

Einen sehr merkwürdigen Spezialfall der Stachelanordnung und Achsendifferenzierung bildet das von Johannes Müller aufgestellte und von Haeckel in seiner allgemeinen Bedeutung erkannte und gewürdigte sogenannte Müller'sche Gesetz. Dasselbe gilt, wenige Ausnahmen abgerechnet, für sämtliche Acantharien. Haeckel bedient sich zur Veranschaulichung des Müller'schen Gesetzes des treffenden Vergleichs des Acantharienkörpers mit der Erdkugel. Denken wir uns auf der Oberfläche des Acantharienkörpers ebenso wie bei einem Globus einen Äquator, 2 Wendekreise und 2 Polarkreise gezogen, so strahlen von jedem dieser 5 Kreise 4, von der ganzen Kugelfläche also 20 Radialstacheln aus, während die beiden Pole frei bleiben. Die Stacheln jedes Kreises stehen rechtwinklig zu einander an den Grenzen der 4 Quadranten und

alternieren mit denen der benachbarten Kreise: auf jeden Stachelzwischenraum des Äquators kommt ein Stachel der Wendekreise, und jeder Stachel eines Polarkreises entspricht einem Stachelzwischenraum des benachbarten Wendekreises und korrespondiert wieder mit einem Stachel des Äquators. Das MÜLLER'sche Gesetz ist, wie bemerkt, für die ganze Abteilung der Acantharien konstant, und wir müssen hieraus schließen, daß ihm sehr wichtige und tief einschneidende Momente als bewirkende Ursache zu Grunde liegen werden. Um so mehr ist es zu bedauern, daß wir bis jetzt noch nicht einmal eine Ahnung haben, wie und wo wir die letzteren zu suchen haben. —

Nächst der Oberflächenspannung nannten wir als anderen Hauptfaktor der Körper- und Schalengestaltung der Rhizopoden die Schwerkraft.

Ohne Einfluß ist dieselbe nur bei denjenigen Rhizopoden, welche beim Schweben im Wasser keine bestimmte Lage beibehalten, sondern sich durch Wasserströmungen beliebig und allseitig rotierend fortbewegen lassen. Für die Gestaltung dieser kommt nur der eine Bildungsfaktor der Oberflächenspannung in Betracht.

Gelingt es jedoch dem anhaltenden Einfluß der Schwerkraft, den Rhizopodenkörper in einer zur Senkrechten konstanten Lage zu erhalten, so ist sie auch imstande, als Bildungsfaktor in die Gestaltung mit einzugreifen.

Durch das gestaltende Eingreifen der Schwerkraft vollzieht sich an dem Rhizopodenkörper die Differenzierung einer der Gravitationsrichtung entsprechenden Hauptachse, die Ausbildung eines monaxonen Gepräges. Es kann dies in 2 verschiedenen Modifikationen geschehen: entweder wird die Hauptachse verkürzt und die Tendenz der Ausdehnung äußert sich in der Richtung der wagerechten Äquatorealebene, oder die Tendenz der Ausdehnung äußert sich in der Richtung der Hauptachse selber.

Sehen wir zunächst zu, in welcher Weise sich die gestaltende Wirkung der Schwerkraft in der Richtung der Äquatorealebene zu äußern pflegt. Wir müssen hier zunächst auf einen oben bereits erwähnten Fall zurückgreifen. Sind 4 radiale Ausstrahlungen an einem kugeligen Körper vorhanden und sollen dieselben nach dem oben erörterten Prinzip in möglichst großen gegenseitigen Abständen voneinander stehen, so müssen sie den Achsen eines Tetraeders entsprechend gestellt sein, erst in zweiter Linie kommt die oben erwähnte Kreuzstellung in der Äquatorealebene in Betracht, die wir dennoch fast immer realisiert finden. Für ihre Erklärung kommen wir

mit der Oberflächenspannung und dem sich aus dieser ergebenden Prinzip der größten Entfernung allein nicht aus, das Verständnis ist aber sofort gegeben, sobald wir sie als einen Kompromiß zwischen der Tendenz der Oberflächenspannung und der Schwerkraft ansehen. Der die Oberflächenspannung regelnde Stoffwechsel erstrebt einen möglichst großen gegenseitigen Abstand seiner Produkte, die Schwerkraft begünstigt die Entwickelung der horizontal schwebenden Äquatorealebene: sind nun 4 radiale Elemente vorhanden und sollen dieselben in einer Ebene, eben der horizontalen Äquatorealebene, entwickelt sein, so ist allerdings die Kreuzstellung der Position, welche unter diesen Umständen den größten gegenseitigen Abstand ergiebt. — Eine weitere Fortführung der Begünstigung der horizontalen Äquatorealebene äußert sich in der linsenförmigen Abplattung der Schale; auch diese wird natürlich direkt durch bestimmte Modifikationen der Oberflächenspannung hervorgerufen, die letztere selbst wird aber in bezug auf ihre örtliche Verteilung wieder durch die Schwerkraft beeinflußt. Besonders häufig ist die Begünstigung der Äquatorealstacheln bei den Acantharien zu beobachten, dieselben sind häufig viel stärker ausgebildet, als die Stacheln der Wende- und Polarkreise, oft auch durch besondere Verzierungen und Anhangsgebilde, wie Stachelapophysen, seitliche Flügelfortsätze, Gitterplatten etc. ausgezeichnet. Die ganze Art und Weise der Verteilung der Acantharienstacheln nach dem Müller'schen Gesetz läßt überhaupt eine Orientierung nach der Äquatorealebene als mittelste Hauptebene deutlich erkennen, während die beiden Pole stachelfrei sind; vermutlich ist die Schwerkraft ein Faktor, welcher dem Müllerschen Gesetze als bewirkende Ursache mit zu Grunde liegt.

Am häufigsten äußert sich der bildende Einfluß der Schwerkraft jedoch in der ihr gleichlaufenden Richtung der senkrechten, durch sie zur Hauptachse gemachten Achse. Die beiden Pole dieser Hauptachse werden vor den übrigen Stellen des kugeligen Weichkörpers resp. der Schale besonders ausgezeichnet, und zwar teils in gleichem, meist aber in mehr oder minder ungleichem Grade; der Einfluß der Schwerkraft ruft das Hervortreten einer meist ungleichpoligen Hauptachse, die Entstehung einer monaxonen, in der Regel mehr oder weniger heteropolen Grundform hervor. Es erscheint dies sehr verständlich im Hinblick darauf, daß sich die Schwerkraft auf die beiden Pole der senkrecht stehenden Achse verschieden äußern muß, und zwar auf den unteren als Zug, auf den oberen als belastender Druck. Die Bildungsauszeichnungen

werden auch hier durch verstärkte Ansammlung und Konzentrierung der radialen Pseudopodienbahnen, also durch lokale Verminderung der Oberflächenspannung an den beiden Polen bewirkt. Hierbei kommt in der Regel in erster Linie der eine, in zweiter Linie der andere Pol in Betracht.

Bei sechsstacheligen Formen, deren Stacheln den Oktaederachsen entsprechend gestellt sind, kann man oft 2 sich polar gegenüberstehende Stacheln vor den anderen herauserkennen, indem der eine länger, der andere kürzer als die übrigen Stacheln ist. Das Gleiche findet man bei vierstacheligen Formen; Fig. 104 zeigt eine solche, die sogar im Übergange zu einer rein monaxon-zweistacheligen Form begriffen ist, die beiden seitlichen Stacheln sind im Schwinden begriffen. Sie giebt uns zugleich ein Bild von Formen, welche ausschließlich zwei ungleiche Polstacheln besitzen. Bei einer Form, wie sie uns Figur 104 vorführt, wird der Einfluß der Schwerkraft einmal gewechselt haben; erst wurde vermutlich die Anlage eines äquatorealen Stachelkreuzes veranlaßt, von den 4 Stacheln wird dann durch irgend einen Zufall einer etwas stärker ausgebildet worden sein, er störte das Gleichgewicht, die horizontale Äquatorealebene kippte in eine senkrechte Lage mit dem stärkeren Stachel nach unten um, und nun war die Veranlassung gegeben, daß die Schwerkraft die monaxon-heteropole Grundform weiter ausbaute. Wenn man Radiolarienmaterial aufmerksam durchsieht, so bemerkt man, daß solche 6-, 4- und 2-stachelige Formen mit 2 etwas ungleichen Polstacheln im Ganzen häufiger sind als solche, bei denen die Stacheln gleich sind. Bei 2-stacheligen Schalen findet man häufig an Stelle des einen Polstachels ein ganzes Stachelbüschel. Eine weitere Fortführung des polar-monaxonen Baues liegt dann in der Tendenz der betreffenden Formen, sich in der Richtung der Hauptachse in die Länge zu strecken.

Oft ist die Sarkodeströmung an dem einen Pole der Gravitationsachse so stark, daß sie die Entstehung einer Mündungsöffnung veranlaßt (Fig. 8, 24, 33, 49, 50—54, 130—139, 141, 142, 144, 145, 147, 163, 191, 192, 204, 216, 217, 224, 229, 230, 240—242, 245, 246). Solche Mündungsöffnungen sind ungemein verbreitet, sie finden sich bei den Schalen der meisten Thalamophoren, Nassellarien und Phäodarien, an den Gerüsten vieler Spumellarien und bei der Centralkapsel aller Nassellarien und Phäodarien. Die Mündungsöffnungen der Centralkapsel bezeichnet Haeckel als Osculum, für die Mündungsöffnungen der Thala-

mophoren- und Radiolarienschalen habe ich selbst seiner Zeit den Namen Pylom vorgeschlagen. Die Korrelationserscheinungen der Pylombildung sind dieselben, wie die als Gravitationswirkung im allgemeinen erwähnten Differenzierungserscheinungen, die Pylombildung selbst ist ja nur ein Spezialfall der Gravitationswirkung. Sind radiale Gerüstelemente vorhanden, so zeigen sie die Tendenz, sich nach den Polen der Hauptachse zusammenzugruppieren, am oralen als Randbekleidung des Pyloms, am aboralen als Apikalbestachelung, oft ist die Stellung der Stacheln eine sehr regelmäßige (vergl. bes. Fig. 245 u. 246). Bei den Nassellariengerüsten kommt die ursprüngliche Anlage, der von dem ursprünglichen Vierstrahler herrührende Apikalstachel und die den Pylomrand umstellenden Basalstacheln des basalen Tripodiums, der Bildungstendenz der Schwerkraft entgegen, und obgleich sie in ihrer charakteristischen Stellung nicht unmittelbar von der letzteren bedingt sind, so werden sie doch von ihr in ihrem Bestehen und ihrer Entwickelung unterstützt werden. Die Tendenz der Längsstreckung der ganzen Schale ist auch bei den pylomatischen Formen sehr verbreitet. Es ließe sich noch manches Beachtenswerte über die Pylombildung sagen, ich glaube aber hier um so eher davon Abstand nehmen zu können, als ich im ersten Hefte meiner Radiolarienstudien die vergleichende Morphologie der pylomatischen Gerüstformen ausführlich behandelt habe [1]).

Eine Frage ist es jedoch, welche sich uns noch aufdrängt, nämlich die, in welcher Richtung die Schwerkraft auf die pylomatischen Formen einwirkt: ist das Pylom während des Lebens nach unten oder nach oben gekehrt? Viele Thalamophoren kriechen auf dem Boden umher, bei ihnen ist die Mündungsöffnung daher meist nach unten gewendet; verschiedene kriechen, wie Max Schultze [2]) berichtet, mit nach unten herabhängender Schale an der Oberfläche des Wassers, an dem Wasserhäutchen, wie man dies oft bei Wasserschnecken zu beobachten Gelegenheit hat, dann ist die Mündungsöffnung natürlich nach oben gekehrt. Zahlreiche Thalamophoren und die Mehrzahl der Radiolarien führt dagegen vermutlich eine frei im Wasser schwebende Lebensweise; wie man sich deren Stellung zu denken hat, müssen erst Beobachtungen lehren.

1) Fr. Dreyer, Die Pylombildungen in vergleichend-anatomischer und entwickelungsgeschichtlicher Beziehung. Jena, G. Fischer, 1889.

2) Max Schultze, Der Organismus der Polythalamien, S. 36.

Wenn wir das über die Achsendifferenzierung der Rhizopodenkörper und ihrer Schalen Gesagte noch einmal kurz zusammenfassen, so können wir die Oberflächenspannung und die Schwerkraft zunächst als die beiden Hauptbildungsfaktoren hinstellen. Die unmittelbare Ursache der Oberflächenveränderungen und Gestaltungsvorgänge der Sarkodekörper, die sich dann auch auf die die Formen der Weichkörper wiedergebenden Gerüste übertragen, ist die Oberflächenspannung. Dieselbe wird in ihrem lokalen Auftreten wieder durch 2 Faktoren reguliert. Erstens durch die sich aus dem gegenseitigen Kampf der Pseudopodien um die größte Herrschaft ergebenden Gleichgewichtsverhältnisse. Für ihre Lage durch allseitige Rotation im Wasser stetig wechselnde Rhizopoden kommen diese allein in Betracht, für diejenigen Rhizopoden jedoch, welche eine bestimmte, zur Senkrechten konstante Lage beibehalten, kommt die Gravitation als zweiter, die Produkte einer veränderten Oberflächenspannung in ihrem örtlichen Auftreten regelnder Faktor hinzu. Dies ist unsere Auffassung von der Gestaltungsmechanik der promorphologischen Achsenverhältnisse der Rhizopoden. Wir bemerken ausdrücklich, daß wir sie selbst nur als eine vorläufige Skizzierung des Problems betrachtet haben wollen. Befriedigende Aufklärung ist auch hier nur von der Beobachtung und besonders auch von physikalischen Kontrollexperimenten zu erwarten. —

In der Lebensgeschichte vieler Protisten treten Perioden ein, in denen der Stoffaustausch zwischen Sarkodekörper und Außenwelt unterbrochen wird. Der Chemismus wird zeitweise ein nach außen hin abgeschlossener, sich ausschließlich im Innern des Sarkodekörpers abspielender, nach reichlicher Nahrungsaufnahme, wo er durch die Assimilation der im Körperinnern angehäuften Nahrungsmassen ganz in Anspruch genommen wird (Verdauungscysten); oder er wird ein gänzlich nach innen gerichteter infolge der bei einer sich einleitenden Vermehrung durch Teilung oder Sporenbildung im Körperinnern vor sich gehenden Umlagerungsprozesse (Vermehrungscysten), oder endlich der Anstoß zur Aufhebung des Stoffaustausches kann auch von außen kommen durch eine einem solchen abholde ungünstige Veränderung in der Beschaffenheit des umgebenden Mediums, wie es bei dem Verderben des Wassers, in welchem sich die Protisten befinden, bei eintretender Winterkälte etc. der Fall ist (Dauercysten). Wie die Verhältnisse

aber auch im speziellen liegen mögen, wird das Aufhören der Beziehungen zwischen Sarkodekörper und umgebendem Medium von einer allseitigen Erhöhung der Oberflächenspannung begleitet werden, was zur Folge hat, daß die Pseudopodien eingezogen werden und der ganze Sarkodekörper sich zum kugeligen Tropfen zusammenzieht. Den Beschluß des Vorganges bildet dann die eigentliche Encystierung; um den runden Sarkodetropfen bildet sich eine Schalenhülle (vielleicht als Niederschlags- resp. Erstarrungsbildung der Grenzfläche des Sarkodekörpers aufzufassen), die, konform den Umständen, unter denen sie entsteht, weder Öffnungen noch äußere radiale Anhänge, wie Stacheln u. dgl. besitzt. — In dieser Weise etwa kann man sich die Mechanik des Encystierungsvorganges [1]) vorstellen.

Berthold konstatiert in seiner Protoplasmamechanik [2]) die Übereinstimmung organisierter Protoplasmakörper mit den Gesetzen der Flüssigkeitsmechanik unter anderem auch in folgender Hinsicht: „Berührt man eine flüssige, suspendierte Kugel, etwa von Öl in einem Gemisch von Alkohol und Wasser von gleichem spez. Gew., an zwei entgegengesetzten Punkten mit zwei kreisförmigen Platten oder Ringen, welche von dem Öl benetzt werden und entfernt dieselben dann voneinander, so nimmt bei einer bestimmten Entfernung der Platten voneinander die Flüssigkeitsmasse Cylinderform an, nämlich dann, wenn der Inhalt der ursprünglichen Ölkugel gleich dem Inhalt des cylindrischen Raumes zwischen den beiden Platten geworden ist. Dieser Cylinder kann aber für längere Dauer nur dann erhalten werden, wenn seine Länge seinen Umfang, also $2\, r\, \pi$ (wenn r der Radius), nicht überschreitet. Plateau hat auf experimentellem und theoretischem Wege gezeigt, daß jede auf irgend eine Weise erzeugte cylindrische Flüssigkeitsmasse ein labiles Gebilde wird,

---

1) Eine darwinistische „Erklärung“ würde etwa in folgender Weise gegeben werden: Die Verhältnisse, unter denen die Encystierungen stattfinden, lassen nicht einen Stoffaustausch, einen Verkehr mit der Außenwelt, sondern im Gegenteil möglichste Abgeschlossenheit und Schutz vor deren störenden und nachteiligen Einflüssen als wünschenswert erscheinen. So erklärt sich denn die Encystierung, durch deren Kontraktion des Sarkodekörpers zur Kugelform die kleinstmögliche Oberfläche und durch deren Hüllbildung ein zweckmäßiger Schutz der Außenwelt gegenüber erzielt wird, als eine zweckmäßige selektuelle Anpassung an diese jeweiligen Bedürfnisse des Organismus.

2) Berthold, Protoplasmamechanik, S. 87—90.

sobald ihre Länge größer wird als $2 r \pi$. In dem letzteren Falle muß sie unter dem Einfluß der Oberflächenspannung mehr oder weniger bald andere Formen annehmen, es entstehen in bestimmten, ziemlich gleichen Entfernungen voneinander Einschnürungen und Ausbuchtungen und schließlich so viel Kugeln, als die Länge des Cylinders das Vielfache von $2 r \pi$ betrug. Der Grund dieser Erscheinung ist der, daß in dem letzteren Falle alle aus dem Cylinder nach und nach entstehenden Formen eine kleinere Oberfläche haben, als der ursprüngliche Cylinder, wie sich mathematisch beweisen läßt. Die Gesamtsumme der Oberflächenspannung nimmt dabei also ab, und die dabei verschwundene Energiemenge ist verwandt worden, um die während der Umlagerungsvorgänge stattfindenden Massenbewegungen zu ermöglichen. Wenn man die theoretischen Schlußfolgerungen auf experimentellem Wege zu verifizieren versucht, so zeigt sich, daß in Wirklichkeit solche Flüssigkeitscylinder erst dann in einzelne Abschnitte zerfallen, wenn sie die theoretisch zulässige Länge von $2 r \pi$ mehr oder weniger weit überschritten haben, und zwar aus dem Grunde, weil die in Bewegung zu setzenden Flüssigkeitsmassen je nach dem spez. Gew., ihrer Zähigkeit und den übrigen physikalischen Eigenschaften der Umlagerung einen mehr oder weniger bedeutenden Widerstand entgegensetzen, die Intensität der Oberflächenspannung aber bekanntlich ebenfalls nach den Einzelfällen eine sehr verschiedene ist. Darum geht in der Praxis die Stabilität von Flüssigkeitscylindern oft erst bei erheblich größeren Längen als $2 r \pi$ verloren. Die für die Umlagerung zur Disposition tretenden Kräfte werden nämlich um so größer, je mehr die Länge den Wert $2 r \pi$ übertrifft, was begreiflich, da die Masse, je mehr sie sich in die Länge streckt, um so mehr sich damit von der Kugelform entfernt. So fand Plateau und später Worthington, daß ein Quecksilbercylinder erst labil wurde, als die Länge $6 \cdot 1 \times 2 r$, statt $3 \cdot 14 \times 2 r$ geworden war. Für zähere Flüssigkeiten würden sich ohne Zweifel noch höhere Werte für die Stabilitätsgrenze bei praktischen Versuchen ergeben. Ein derartiger, seiner übergroßen Länge wegen labiler Flüssigkeitscylinder bekommt nun beim Beginn der Zerfällung in den theoretischen Forderungen mehr oder weniger genau entsprechenden ziemlich gleichen Abständen Einschnürungen, während die dazwischen liegenden Abschnitte anschwellen. So nimmt er Perlschnurform an. Indem die dünneren Partien sich mehr und mehr verengern, tritt zuletzt ein Stadium ein, wo die einzelnen Abschnitte fast zur Kugel ab-

gerundet sind, die dünneren Partien zwischen ihnen sich aber zu cylindrischen Verbindungsfäden umgeformt haben“ (Fig. 248 a). „Diese letzteren reißen nun weiterhin nicht einfach durch, sondern schwellen wieder in ihrer Mitte an und bilden einen sekundären Tropfen, sobald sie bei ihrer Verlängerung das Maximum der für ihren Radius stabilen Länge überschreiten. So bilden sich zwischen den zuerst entstandenen Haupttropfen kleinere sekundäre in Einzahl. Dünne Fädchen verbinden die ganze Tropfenreihe. Auch können diese sich weiterhin zu noch kleineren tertiären Tröpfchen umgestalten, und so ferner“ (Fig. 248 b). „Der Grund für das Auftreten dieser sekundären und tertiären Tröpfchen liegt nach Plateau darin, daß, wenn die verbindenden Flüssigkeitsfäden nach entsprechender Verdünnung eine gewisse Länge erreicht haben, infolge der Reibungswiderstände die Flüssigkeit aus den mittleren Teilen nicht mehr rasch genug abfließen kann. So verdünnen sich die den Kugeln benachbarten Partien in stärkerem Grade, der anfangs in der Mitte eingeschnürte Faden nimmt Cylinderform an, um bald darauf in der Mitte eine Anschwellung auszubilden, welche zum sekundären, resp. tertiären Tropfen wird. Auch an mikroskopischen Objekten kann man diese Vorgänge oft sehr schön studieren. Zerquetscht man das Fleisch der reifen Beere von Viscum album auf dem Objektträger, so finden sich in der Masse zahlreiche langgestreckte, mehr oder weniger genau cylindrische Fäden einer schleimigen, stark lichtbrechenden Substanz. Diese mikroskopischen Fäden zerfällen sich nun langsam in der beschriebenen Weise derart, daß man die einzelnen Stadien des Zerfalls sehr bequem verfolgen kann, während dies bei weniger zähen Flüssigkeiten darum Schwierigkeiten macht, weil die ganzen Umlagerungen sehr schwach erfolgen. Die Zerfällung von den Zellmembranen durch Glycerin oder Zuckerlösung abgehobener cylindrischer Plasmaschläuche in eine Anzahl von Abschnitten findet nun genau in derselben Weise wie bei leblosen Flüssigkeiten und Gemischen statt. Ich studierte in dieser Hinsicht eingehender zunächst die Wurzelhaare von Trianea bogotensis. Das mit stark verdünntem Glycerin kontrahierte Plasma zeigte aufs schönste die einzelnen Stadien der Umbildung, wie dies auf“ Figur 249 „dargestellt ist. Natürlich kommen vielfache Unregelmäßigkeiten vor, bedingt durch das ungleichmäßige Abheben des Schlauches von der Wand, die nicht vollkommen gleichmäßige Konsistenz und Dicke desselben u. s. w. Dabei nimmt die Rotationsbewegung, wie dies auch Hofmeister bei Hydrocharis fand,

zunächst ihren Fortgang. Später zerreißen die dünnen Fäden gewöhnlich an einer Stelle, und der ganze Rest wird dann in eine der nächstliegenden größeren Kugeln eingezogen. Auch bei Bryopsis gelang es mir öfter, dieselben Umbildungsvorgänge aufs schönste zu beobachten, besonders an längeren cylindrischen und farblosen Plasmafäden, welche sich zunächst zwischen den größeren Abschnitten des zerfallenden kontrahierten Plasmakörpers ausgezogen hatten. Ganz entsprechende Umlagerungserscheinungen cylindrischer oder annähernd diese Form besitzender Plasmamassen kommen im normalen Verlauf des Lebens gar nicht selten vor, obwohl sie bisher nur wenig beachtet sind. Nur kommt es in der Regel nicht zu einer vollständigen Trennung der einzelnen Abschnitte. Von Cienkowski[1]) sind schon vor längerer Zeit hierher gehörige Formbildungen abgebildet, so erscheint z. B. Monas amyli im Amöbenstadium oft in Form eines aus einer Anzahl spindelförmiger Stücke bestehenden Fadens. Auf Taf. XVIII, Fig. 9 hat derselbe Forscher auch eine entsprechende Figur von einem im Einziehen begriffenen Plasmodiumast von Didymium serpula gegeben. Auch bei den langgestreckten Farbkörpern vieler Florideen treten häufig entsprechende Formen auf", und auch für die Gestalt der perlschnurförmigen Kerne, wie sie sich besonders bei verschiedenen Infusorien, z. B. Stentor, finden, scheint ein mechanisches Verständnis gegeben. Besonders deshalb haben wir aber die Erörterungen Berthold's über diesen Gegenstand der Flüssigkeits- und Protoplasmamechanik im Vorstehenden in extenso wiedergegeben, da sich die aus ihnen ergebende Erkenntnis auch für unser Thema als wertvoll erweist. Auch bei den Rhizopoden, und zwar bei den sogenannten Qualstern der koloniebildenden Radiolarien kommen die schönsten perlschnurförmigen Gestaltungen vor, als Beispiel möge Figur 250 dienen, sie zeigt die Kolonie eines Collozoum inerme, jeder tropfenförmige Abschnitt besitzt in der Mitte eine große Flüssigkeitsvakuole, deren Wand von dem eigentlichen protoplasmatischen Cönobium mit den Centralkapseln der einzelnen Zellindividuen gebildet wird. Ziemlich in der Mitte der Kette zeigt sich zwischen 2 großen primären Tropfen sogar ein kleiner sekundärer. Auf der ersten Tafel von Brandt's „koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel", der wir auch unser Beispiel entnommen haben, findet sich eine ganze Auswahl von verschiedenen Qualsterformen dargestellt[2]).

---

1) „Pringsh. Jahrb., Bd. 3, Taf. 19, Fig. 7, 8."

2) **Daß bei den Qualstern der kolonialen Radiolarien nicht wie**

Dieselben variieren bei derselben Species ungemein, was sie um so interessanter macht, da wir hieraus schließen können, daß die bedingenden Elemente ihrer Bildungsmechanik noch nicht so tief in den spezifischen Lebensprozessen des Protoplasmas wurzeln, als daß sie durch dieselben bestimmt geregelt würden. Um so lohnender erscheint auch hier eine genauere Bearbeitung von mechanischen Gesichtspunkten aus, besonders unter Hinzuziehung physikalischer Kontroll- und Vergleichsversuche.

Eine weitere Differenzierung der promorphologischen Achsenverhältnisse zeigt sich in der Annahme einer bilateral-symmetrischen (eudipleuren) Gestalt. Dieselbe kann verschiedene Ursachen haben.

Erstens hatten wir schon bei der Herleitung der Nassellariengerüste gesehen, wie eine bilaterale Gestalt durch deren erste Anlage, in den Lagebeziehungen der Centralkapsel zum primären, der ganzen Gerüstbildung der Nassellarien zum Ausgang dienenden Vierstrahler gegeben ist (S. 319—320).

Zweitens ist als allgemeinste Ursache der bilateralen Gestaltung im ganzen Organismenreiche die Bewegung in einer bestimmten Richtung zu bezeichnen. Dieser Ursache werden in letzter Linie alle höheren Tiere ihre Gestalt verdanken. Mehr oder weniger deutliche Andeutungen einer eudipleuren Grundform zeigen dementsprechend auch eine ganze Reihe der auf dem Boden der Gewässer umherkriechenden Süßwasserrhizopoden, sie bestehen meist in einer einseitigen Verschiebung der Mündungsöffnung oder einer Umbiegung des Mündungshalses der Schale (Fig. 8, 9). Dem Gros der pelagisch lebenden Rhizopoden, also besonders der Radiolarien, kommt jedoch entweder gar nicht oder doch nur in sehr geringem Maße die Fähigkeit einer aktiven Lokomotion zu, sie sind, frei im Wasser schwebend, dessen Strömungen passiv anheimgegeben; wir finden daher bei denselben eine bilaterale Gestalt, wenn wir von den Nassellarien und den spiralig gebauten Thalamophoren absehen, auch nur ganz vereinzelt. Typisch eudipleure Formen kommen nur bei gewissen diskoiden Radiolarien häufig vor, und diese besitzen denn auch

---

bei den Körpern der einzellebenden die Form des kugeligen oder monaxonen Tropfens, sondern mehr oder weniger unregelmäßige, wenngleich natürlich mechanisch streng gesetzmäßige Formen vorherrschen, ist wahrscheinlich hauptsächlich durch ihre beträchtlichere Größe bedingt.

in der Symmetrieebene ein eigenes aktives Lokomotionsorgan, eine Geißel, das sogenannte Sarkodeflagellum der Autoren (Fig. 247).

Das Moment, welches gerade bei Rhizopoden und deren Schalen im größten Umfange bilaterale Gestaltung nach sich zieht, ist endlich der Übergang zur spiraligen Aufrollung. Alle spiraligen Formen besitzen bilaterale (eudipleure) Grundform [falls sie nicht durch einseitige Aufrollung, wie die Schnecken (Fig. 266), noch zur dysdipleuren übergehen (Fig. 232)], besonders schön zeigt sich der Vorgang der Achsendifferenzierung aber in den Fällen, wo die Aufrollung erst in ihren ersten Anfängen begriffen ist (Fig. 231), solche Formen schließen sich den Schalen mit umgebogenem Mündungshalse unmittelbar an. — Die mechanische Ursache der spiraligen Aufrollung werden wir nachher zu besprechen haben.

Weiter haben wir einer höchst interessanten Gruppe von Erscheinungen der Gerüstbildung zu gedenken, in der uns die Blasenspannung bei Radiolarienschalen auch als Bildnerin der äußeren Form, des ganzen Bauplanes entgegentritt. — Ein in einem Medium frei schwebender, aus vier großen Blasen bestehender Blasenkomplex, dem noch eine kleine Blase eingefügt ist, zeigt die in Figur 161 dargestellte Formation. Es giebt nun eine Gruppe von Nassellarien, deren Schalen genau dem Zwischenwandsystem eines solchen Blasenkomplexes entsprechen; Figur 162 führt eine solche Form als Beispiel vor. Die Cephalis oder das Köpfchen entspricht der centralen kleinen Blase und die von ihr ausgehenden Gitterplatten den Zwischenwänden der anstoßenden 4 großen Blasen. Ein Vergleich der Figuren 161 und 162 lehrt auf den ersten Blick, daß die Übereinstimmung eine völlig exakte ist, daß die Form des Radiolariengerüstes ohne weiteres dem Zwischenwandsystem des Blasenkomplexes (ich habe dieses größerer Deutlichkeit wegen rot schraffiert) substituiert werden kann. Stellen wir uns den Weichkörper einer solchen Form vor, so vertritt die Centralkapsel die Stelle der mittleren kleineren Blase, die 4 großen Blasen werden dagegen 4 wirklichen riesigen Vakuolenblasen entsprechen, welche die extrakapsuläre skeletogene Sarkode nur in Form ihrer Zwischenwände dulden. Die in Figur 163 dargestellte Form ist auf denselben Typus zurückzuführen, nur hat bei ihr nur in den 3 oberen von der Cephalis ausgehenden Zwischenwänden Skelettbildung stattgefunden, während unten nur die 3 Kanten, in denen die 3 nach abwärts gehen-

den Sarkodeplatten zusammenstoßen, als 3 Stacheln[1]), verkieselt sind. Vermutlich liegen noch anderen, in dieser Hinsicht weniger deutlich ausgeprägten (infolge einer mehr oder weniger unvollständigen Verkieselung der protoplasmatischen Vakuolenzwischenwände) Gerüstformen dieselben Gestaltungsverhältnisse des Weichkörpers als Bildungsursache zu Grunde; an denselben Typus erinnert z. B. der Bau der Nassellarienschale von Figur 131, das Köpfchen und die basalen Partien zeigen analoge Formation und die Tendenz des Apikalstachels, in 3 meridionalen Ebenen Apophysen auszusenden, ist eine weitere Übereinstimmung.

Nachdem wir im Vorstehenden die promorphologische Achsendifferenzierung der Rhizopodenschalen betrachtet haben, wenden wir uns nun einem zweiten, für die Schalengestaltuug sehr wichtigen Moment, dem W a c h s t u m s m o d u s zu.

Nach der Art und Weise des Wachstums der Schale können wir die Rhizopoden in 3 Gruppen einteilen:

Erstens solche, deren Schalen gleich in ihrer definitiven Form und Größe angelegt werden und überhaupt k e i n s e k u n d ä r e s W a c h s t u m zeigen. Hierher gehören die einschaligen resp. einkammerigen Formen (Fig. 7—10, 24, 33, 102, 104—106, 127, 128, 130, 132, 134, 142, 143, 145, 147, 162, 163, 191—194, 214, 216, 217, 222, 227, 229, 230, 233, 235, 236, 240—242, 244—246, 275).

Zweitens diejenigen Rhizopoden, deren Schalen noch kürzere oder längere Zeit nach dem Beginn der Schalenbildung g l e i c h m ä ß i g und k o n t i n u i e r l i c h fortwachsen. Hier ist der Cornuspira-Typus zu nennen, bei welchem die kugelige Anfangskammer zur langen, spiralig aufgerollten Röhre fortwächst (Fig. 37, 261, 263), und von festgewachsenen Typen Carpenteria, wo der Sarkode-

1) Wir hatten gesehen, daß sich der Befund des basalen Dreifußes von dem primären Vierstrahler, der der Gerüstbildung der Nassellarien zum Ausgange dient, herleitet. Derselbe Befund des basalen Dreifußes ergiebt sich nun auch, wie wir sehen aus den den soeben in Rede stehenden Gerüstbauten zu Grunde liegenden Verhältnissen. Es ist dies leicht verständlich, wenn wir bedenken, daß wir es mit einem Befunde zu thun haben, der durch generelle primäre Verhältnisse bedingt und angelegt, bei der in Rede stehenden speziellen Gruppe von Erscheinungen durch erneutes Auftreten von im Prinzip gleichen mechanischen Verhältnissen wieder übernommen und weiter ausgebildet wird.

körper ein emporwachsendes und sich mehrfach verzweigendes Bäumchen bildet (Fig. 280).

Über diese beiden ersteren Wachstumskategorien ist nichts Besonderes weiter zu bemerken, ihr Wesen und die sich aus ihm ergebenden Konsequenzen leuchten ohne weiteres ein, einer etwas näheren Betrachtung müssen wir dagegen noch die dritte Wachstumskategorie, den ruckweisen, rhythmischen Wachstumsmodus, unterziehen.

Zunächst müssen wir zwischen 2 verschiedenen Typen des rhythmischen Schalenwachstums, dem konzentrischen und dem terminalen Wachstumstypus, unterscheiden. Diese Wachstumstypen stehen in einem ganz bestimmten Kausalverhältnis zu 2 entsprechenden Bauarten einkammeriger Schalen resp. der Anfangskammern, von denen das Wachstum der mehrschaligen ausgeht, und die wir den Wachstumstypen als korrespondierende Formtypen gegenüberstellen wollen. Zwischen den beiden Formtypen und den beiden Wachstumstypen besteht ein vollständiger Parallelismus, jeder der beiden Wachstumstypen ist die Fortführung des entsprechenden, ihm zum Ausgange dienenden Formtypus.

Beginnen wir mit dem perforaten Formtypus. Zu ihm gehören die Schalen, welche allseitig gleichmäßig von Porenöffnungen zum Durchtritt der Pseudopodien durchbrochen sind, ohne daß eine durch besondere Größe und einflußreiche Stellung ausgezeichnete Hauptöffnung zu unterscheiden ist; solche Schalen weisen auf einen Weichkörper hin, der seine Pseudopodien allseitig gleichmäßig, oder doch in mehr als einer Richtung verstärkt, aussandte und durch sie mit der Außenwelt in Verkehr trat. Zu diesem Formtypus gehören die Kugelschalen der Radiolarien, denen sich die linsenförmig abgeplatteten und in der Richtung einer Hauptachse gestreckten Schalen als abgeleitete Formen unmittelbar anschließen. Aus dem perforaten Formtypus ergiebt sich bei eintretendem sekundären Schalenwachstum der konzentrische Wachstumstypus ganz von selbst. Ein Sarkodekörper mit nach allen Seiten hin gerichtetem radialen Verkehr und radialer Stromrichtung wächst auch allseitig und scheidet dementsprechend auch allseitig Gerüstsubstanz, um die erste Kugelschale weitere konzentrische Hohlkugeln, ab. So entstehen von dem konzentrischen Wachstumstypus aus die Systeme konzentrischer Kugelschalen (die Mechanik des konzentrischen Schalenwachstums wurde auf S. 372—374 bereits ausführlich besprochen). Zeigte die erste Schale eine promorpho-

logische Achsendifferenzierung, so folgen ihr hierin meist auch die folgenden, äußeren Schalen, und es können sich so mehrere linsenförmig-abgeflachte oder langgestreckte Schalen konzentrisch umschließen. Die Differenzierung der Grundform kann aber noch extremer werden, so daß um die erste innerste Schale die nächsten gar nicht mehr vollständig, sondern nur teilweise und zwar in der Richtung des einseitig verstärkten Wachstums gebildet werden: an eine in der Äquatorealebene einseitig stark entwickelte Anfangsschale pflegen sich so die nächsten Schalen nur noch in Form von äquatorealen konzentrischen Ringen, an eine solche, welche in der Richtung der Hauptachse gestreckt ist, in Form von beiderseitigen polaren Kuppelaufsätzen anzusetzen. Häufig findet während des individuellen, nach außen fortschreitenden Wachstums der Schale eine successive Steigerung des einseitigen Wachstums resp. der Achsendifferenzierung statt: so ist bei der in Figur 225 (teilweise) dargestellten Form die innerste Schale noch kugelrund, die nächste ist schon linsenförmig abgeplattet, aber noch vollständig ausgebildet, während die darauf folgenden nur noch als konzentrische Ringe entwickelt sind; analoge Verhältnisse können bei einseitigem Wachstum in der Richtung der Hauptachse vorkommen und eine Kugelschale, ein oder mehrere monaxon-langgestreckte, aber noch vollständige Schalen, und 2 beiderseitige Reihen polarer Kuppelaufsätze aufeinanderfolgen. Möglicherweise haben wir in diesen Befunden eine ontogenetische Rekapitulation der phylogenetischen Wandlung der Grundform zu erblicken? — Aber auch bei den genannten, durch Modifizierung der Grundform veranlaßten Wachstumsweisen findet das Wachstum von einer mittleren, centralen Schale aus nach mehr als einer, mindestens zwei Richtungen hin gleichmäßig statt und somit ordnen auch sie sich als abgeleitete Spezialfälle dem konzentrischen Wachstumstypus unter. Perforater Formtypus und konzentrischer Wachstumstypus stellen sich uns somit als ein einheitliches, durch denselben Organisationstypus bedingtes Ganze dar, das wir als die perforat-konzentrische Bauart oder den perforat-konzentrischen Baustil bezeichnen können.

Dem perforaten Formtypus steht der pylomatische Formtypus gegenüber, demselben gehören alle mit einer Hauptmündungsöffnung, einem Pylom, versehenen Schalen an, die auf einen Weichkörper hinweisen, der, im Gegensatz zum perforaten Formtypus, in der Richtung eines, eben durch das Pylom bezeichneten Radius

eine einseitig verstärkte Sarkodeströmung unterhält. Ist das Pylom die einzige Öffnung und die übrige Schalenwand solid, so kann man daraus entnehmen, daß der radiale Verkehr ausschließlich auf das Pylom beschränkt ist (imperforate Thalamophoren und einige Phäodarien (es ist hier natürlich nur von denjenigen Strömungen die Rede, die unmittelbar aus dem Hauptkörper herauskommen und nicht von Pseudopodien, die nur dem extrakortikalen, die Schalen außen überziehenden Exoplasma angehören, solche können natürlich auch bei imperforaten Schalen an allen möglichen Stellen hervorgehen, vergl. Fig. 7); sind außer dem Pylom noch Porenöffnungen in der Schale vorhanden, so sind dieselben doch viel unbedeutender wie die Hauptmündungsöffnung, und dasselbe Verhältnis wird auch für die hindurchtretenden Sarkodeströmungen vorliegen, auch hier findet durch das Pylom der Hauptverkehr statt (perforate Thalamophoren und pylomatische Radiolarien). Ebenso wie aus dem perforaten Formtypus der konzentrische Wachstumstypus, so ergiebt sich aus dem pylomatischen Formtypus ganz von selbst der terminale Wachstumstypus. Bei eintretendem sekundären, rhythmischen Wachstum wächst der Weichkörper in der durch die Hauptsarkodeströmung und die Hauptmündungsöffnung bereits angezeigten Richtung weiter und baut vor der jeweilig letzten Pylomöffnung eine Kammer nach der anderen an (vergl. S. 233—235 u. Fig. 11—14). So entstehen die geraden, gebogenen oder spiralig aufgerollten Kammerreihen der mehrgliedrigen Nassellarien und polythalamen Thalamophoren. Der terminale Wachstumstypus ist die unmittelbare und naturgemäße Fortführung des pylomatischen Formtypus, beide Typen zusammen ergeben die pylomatisch-terminale Bauart oder den pylomatisch-terminalen Baustil.

Dasselbe, was wir über die successive Größenzunahme der Kammern der polythalamen Thalamophoren sagten, gilt auch für die mehrgliedrigen Nassellarien, also für die terminal und rhythmisch wachsenden Rhizopodenschalen im allgemeinen, wir können daher hier auf das im I. Abschnitt (S. 235) Gesagte verweisen. Auch bei Nassellarienschalen kann man nicht selten bei den letzten Kammern eine Größenabnahme konstatieren, zuweilen verjüngt sich das Ende der Schale und spitzt sich zu, ja häufig ist sogar die letzte Kammer völlig geschlossen (Fig. 140), so daß man auch hier, und zwar im wahren Sinne des Wortes von geschlossenen Formen reden kann.

Die Ableitung der vielgliedrigen Nassellarienschalen aus der ersten primären Schale oder dem Köpfchen (Cephalis) hatten

wir bereits im III. Abschnitt (S. 332—334) Gelegenheit zu erörtern, in Bezug auf die morphologische Auffassung der polythalamen Thalamophorenschalen halten wir es dagegen für angebracht, einen Punkt noch kurz zu beleuchten.

Den mutmaßlichen phylogenetischen Verlauf der Gliederung der Schale in eine Reihe einzelner Kammerabschnitte können wir uns auch bei Thalamophoren durch vergleichend-morphologische Betrachtung des vorhandenen Formenreichtums in ziemlich zufriedenstellender Weise zurechtlegen. Er gestaltet sich für die beiden Hauptgruppen der Thalamophorenverwandtschaft, den Cornuspiriden- und Lituoliden-(Nodosarien-) Typus NEUMAYR's (vergl. die Tabelle auf S. 250—251) in verschiedener Weise.

Der Lituolidentypus läßt sich bis auf die ursprünglichsten Astrorhizidenformen zurückverfolgen. Eine typische Astrorhiza ist die primitivste und roheste Schalenform, die man sich denken kann, wir können sie rundweg als eine versteinerte resp. inkrustierte Amöbe bezeichnen (Fig. 251). Denken wir uns eine Amöbe mit ausgestreckten Pseudopodien auf schlammigem oder sandigem Boden umherkriechen und die Bodenpartikelchen an ihrer klebrigen Oberfläche anhaften, so haben wir eine Astrorhiza und vermutlich auch ihre thatsächliche Entstehung. (Wir hatten oben die Kugel als die primitivste und einfachste Form bezeichnet, dies ist sie auch für einen frei im Wasser schwebenden Sarkodetropfen; sinkt hingegen ein Tropfen auf den Boden herab, so wird er hier einer Amöbe ähnlich auseinanderfließen, für die auf einem festen Substrat kriechende Lebensweise ist also die der Amöbe die primitivste und naturgemäß, d. h. physikalisch begründete.) An Formen, von deren großem, scheibenförmigem Mittelstück zahlreiche Pseudopodienröhren ausstrahlen (Fig. 251), schließen sich solche an, bei denen das Mittelstück kleiner, die Zahl der Röhren geringer, die Röhren selbst aber länger sind; das Mittelstück erscheint dann nur mehr als Verbindungsstelle der langen Sandröhren (Fig. 252). Ein weiterer Fortschritt besteht darin, daß die Höhle des Mittelstückes sich zu einer schärfer umgrenzten Kammer ausrundet, von der die Röhren ausgehen (Fig. 253). Endlich vermindert sich die Zahl der Röhren bis auf zwei, die an der Centralkammer eine einander polar gegenüberstehende Stellung und gleichen, geradlinigen Verlauf annehmen. Eine solche Form macht dann den Eindruck einer einzigen geraden Röhre, in deren Mitte sich eine

spindelförmige Kammererweiterung befindet (Fig. 254). Zu dem einen Kammersegment gesellen sich dann durch fortgesetzte Teilung der Röhre (die vielleicht auf der oben (S. 417—421) geschilderten Segmentierung von Flüssigkeitscylindern beruht) weitere Kammerabteilungen hinzu. Bei den primitiveren Formen ist die Segmentierung erst schwach ausgeprägt (Fig. 255), bei anderen sind die Kammern schon schärfer voneinander abgesetzt (Fig. 256), bis wir durch kontinuierliche Übergänge zu den typischen Kammerreihen der Nodosarien hinübergeführt werden (Fig. 257, 258). Der Übergang zu den höher entwickelten Typen des Lituolidenstammes ist endlich in der spiraligen Aufrollung der Kammerreihe gegeben (Fig. 259, 260).

Der Hauptunterschied des morphologischen Entwickelungsganges des Cornuspiriden- vom Lituoliden-Typus besteht darin, daß bei dem Cornuspiridentypus eine regelmäßig gebaute und spiralig aufgerollte Schale schon vor Beginn der Segmentierung vorhanden ist. Die Entwickelung nimmt von Cornuspira und verwandten Formen ihren Ausgang (Eig. 37, 261), die Schale ist hier eine gleichmäßig fortwachsende und deshalb kontinuierliche, ununterbrochene, zu einer Spirale aufgerollte Röhre. Der Beginn des ruckweisen Wachstums und der Gliederung der Röhre tritt auch hier ganz allmählich ein. So begegnet man neben den typischen Cornuspiren Formen, die die ersten schwachen Anfänge ungleichmäßigen Wachstums zeigen und deren Röhren hie und da Einschnürungen und Absätze besitzen (Fig. 262). Aber auch bei noch völlig regelmäßigen Cornuspiren sind oft im ganzen Verlaufe des Röhrengewindes dicht aufeinanderfolgend zahlreiche Anwachsstreifen bemerkbar (Fig. 263), ein Befund, der ebenfalls als Äußerung beginnenden ruckweisen Wachstums zu betrachten ist. Einen Schritt weiter werden wir durch sogenannte monströse Formen geleitet, ein gutes Beispiel ist die in Figur 264 dargestellte Cornuspira, dieselbe wird von Brady als zu der in der vorhergehenden (darüberstehenden) Figur 263 wiedergegebenen Art gehörige Monstrosität bezeichnet. Sie besitzt wie diese, besonders an dem letzten Umgang der Röhre, deutlich ausgeprägte und noch weiter wie bei der normalen Form voneinander abstehende Anwachsstreifen und das letzte Drittel des äußersten Umgangs ist durch eine scharfe Knickung und darauffolgende Verjüngung von der vorhergehenden Röhre als besonderes Glied scharf abgesetzt. Die hier noch als Ausnahme auftretende, durch abgesetztes Wachstum hervorgerufene Knickung wird bei der Weiterentwickelung

des Cornuspiridentypus zur Regel. Zunächst kommen wir bei der weiteren Verfolgung der Entwickelungsrichtung zu der Gattung Ophthalmidium (Fig. 265). In den ersten von der kugeligen Anfangskammer ausgehenden Umgängen stimmt Ophthalmidium noch vollständig mit Cornuspira überein, dann aber beginnen die Knickungen der Röhre, die sich in unregelmäßigen Abständen wiederholen. Von Ophthalmidium aus läßt sich die Entwickelung der höheren typischen Milioliden ohne weiteres verstehen, der Hauptfortschritt besteht darin, daß sich das lokale Auftreten der Knickungen in der Weise regelt, daß auf jeden halben Umgang der Spirale eine Knickung kommt und daß sich die Kammerabsetzungen in der Richtung einer durch die centrale Anfangskammer gehenden Hauptachse polar gegenüberstehen (Quinqueloculina, Triloculina, Biloculina). Das Endresultat der Entwickelung des Cornuspiridentypus ist im Großen und Ganzen dasselbe wie das des Lituolidentypus: eine in aufeinanderfolgende Kammerabschnitte segmentierte, spiralig aufgerollte Röhre.

Vergleichen wir nun die durch die vergleichend-morphologische Betrachtung gewonnene Phylogenie der gekammerten Rhizopodenschalen mit deren Ontogenie. Bei den Nassellarienschalen stimmt alles ganz gut; durch Überkleidung des primären Vierstrahlers mit einer Gitterplatte entsteht phylogenetisch die erste einkammerige Nassellarienschale, von der sich die mehrkammerigen durch Entwickelung weiterer Kammern in der Richtung der Pylomachse ableiten, ebenso wie bei der ontogenetischen Entwickelung einer mehrgliedrigen Cyrtidenschale zunächst das Köpfchen angelegt wird, welches dann erst während des Verlaufes der Entwickelung zur Kammerreihe auswächst. Nicht so dagegen bei den Thalamophoren. Auch bei ihnen wird ontogenetisch zunächst die erste Kammer gebildet, an die sich dann successive die weiteren Kammern anschließen; hiergeben hat uns die vergleichende Morphologie plausibel gemacht, daß bei den primitiven Stammtypen die Röhre gleich im Anfang in ihrer ganzen Länge, nur ungegliedert, vorhanden war und daß sich nur die Gliederung mit der Zeit auszubilden brauchte: in der Ontogenesis wird die Kammerung durch einen Sprossungsvorgang, in der Phylogenesis dagegen durch einen Segmentierungsvorgang erreicht. Wir haben hier einen der interessantesten Fälle, wo man mit dem sogenannten biogenetischen Grundgesetz in die Brüche kommt. Wenn man hier wie viele Biologen glauben würde, durch einfaches Nachgehen der Ontogenie die Phylogenie zu

haben, würde man sich in unlösbare Widersprüche verwickeln. In Wirklichkeit ist der uns hier zu Tage tretende Widerspruch jedoch nur scheinbar und löst sich bei einer näheren Betrachtung der Dinge von selbst. Die Kammerung beruht auf unterbrochenem, rhythmischem Wachstum, dieses ist das Produkt der phylogenetischen Entwickelung aus dem ursprünglichen, gleichmäßigen Wachstum; Wachstum ist ein Hauptfaktor der ontogenetischen Entwickelung, wenn nun eine Form die rhythmische Wachstumsart geerbt hat, so muß dasselbe bei Beginn der ontogenetischen Entwickelung natürlich zunächst einmal mit einem Wachstumsstoß anfangen, dem dann der 2., 3., 4. und so fort folgt. Das rhythmische oder wellenförmige Wachstum als solches und mit ihm die Kammerung der Schale in ihrer Totalität ist ein einheitliches Endprodukt der phylogenetischen Entwickelung, es wäre verkehrt, wenn man dasselbe in seine einzelnen Äußerungen, in seine aufeinanderfolgenden Wellen zerlegen und diese als Rekapitulation ebensovieler phylogenetischer Entwickelungsstadien deuten wollte. Interessant ist es, daß wir in der Metamerenbildung der Tiere genau dasselbe Verhältnis haben. Eine Bandwurmkette sproßt aus dem Scolex, ein Annelid aus der Trochophora- und der Körper eines gegliederten Krebses aus der ungegliederten Naupliuslarve hervor; hieraus schloß man noch bis vor kurzem, daß der Scolex allein dem Vorfahren der Cestoden, die Trochosphaera der Stammform der Anneliden und der Nauplius derjenigen der Crustaceen entspreche; ja man machte sogar Vergleiche zwischen einem segmentierten Tierkörper und einem Tierstock, zwischen Metameren und Personen; bei Cestoden ist diese Betrachtungsweise noch jetzt sehr verbreitet. Inzwischen haben sich die Ansichten dadurch, daß man der weit wichtigeren vergleichenden Anatomie mehr Beachtung schenkte, gewendet, und man leitet die Cestoden von ungegliederten Plattwürmern, die Anneliden von ungegliederten Würmern durch allmähliche Ausbildung der Segmentierung und die Crustaceen von phyllopodenartigen Urkrebsen, die ihrerseits wieder auf Anneliden zurückzuführen sind, ab.

Das Einzige, was sich gegen die oben entwickelte Phylogenie des Lituolidenstammes anführen ließe, ist die Gattung Lagena. Dieselbe scheint in der That der vergleichend-morphologischen Betrachtung die einkammerige Stammgruppe der Nodosarien zu repräsentieren. Neuerdings neigt man sich jedoch mehr dazu, Lagena als eine auf dem einkammerigen Entwickelungsstadium stehen gebliebene,

reduzierte Nodosarie zu betrachten[1]; ebenso wie man die Rotatorien früher für die der Trochophora entsprechende Stammgruppe der Anneliden hielt, jetzt hingegen als auf dem Trochophorastadium stehen gebliebene und geschlechtsreif gewordene Anneliden anspricht. — Außerdem halten wir es aber auch für sehr leicht möglich, daß die Lagenen mit dem Lituolidenstamm überhaupt nichts zu thun haben und ebenso wie die Gromien und ähnliche Süßwasserrhizopoden selbständige und ursprünglich einkammerige Formen sind (vergl. auch Fig. 244). Es hat jedoch keinen Zweck, sich in derartige phylogenetisch-spekulative Tifteleien einzulassen, da dieselben doch zu keinem festen Resultate führen.

Überhaupt ist in Bezug auf die eben entwickelten phylogenetischen Ausführungen zu bemerken, daß sie nur sehr bedingt aufzunehmen sind. Sie ergeben sich allerdings aus der vergleichenden Betrachtung der Formen ganz ungezwungen und dürften auch wenigstens zur übersichtlichen Zusammenstellung dieser ganz zweckmäßig sein. Wenn aber alle phylogenetischen Spekulationen ihrem Wesen nach mehr oder weniger unsicherer hypothetischer Natur sind und Formähnlichkeit nie sicher auf Blutsverwandtschaft zu schließen gestattet, so gilt dies ganz besonders im Reiche der primitiven Rhizopoden, bei denen gemäß ihrer einfachen Natur das mehrfache selbständige Entstehen gleicher und ähnlicher Formen an verschiedenen Stellen der ungeheuren Verwandtschaft sehr leicht möglich, um nicht zu sagen sehr wahrscheinlich ist.

Die Schneckenschalen zeigen zum Teil gleichmäßiges Wachstum, meist kann man aber auch hier als erstes schwaches Zeichen rhythmischen Wachstums Zuwachsstreifen mehr oder weniger deutlich beobachten; zum Teil ist aber auch eine typische Gliederung der Schale vorhanden, besonders bei größeren Meeresschnecken. Der Vergleich der Schneckenschalen mit denen der Thalamophoren ist aber auch deshalb noch interessant, weil man unter den Ersteren häufig Formen begegnet, die durch Wachstumsperioden zweifacher Ordnung, ständig miteinander abwechselnde Haupt- und Nebenwellen des Wachstums gebildet sein müssen. Als Beispiel möge die in Figur 266 dargestellte Schneckenschale dienen. Die Segmentierung ist hier, wie es bei den Schneckenschalen die Regel ist, in über die Schalenwindungen quer hinlaufenden Kämmen gegeben, von denen aber immer ein hoher, stärker ausgebildeter mit einem niedrigeren, schwächeren Kamm abwechselt. Die Hauptkämme stellen sich deutlich als Abgüsse des nach außen umgeschlagenen, vielfach gefalteten Mantelrandes dar, ein Hauptkamm beschließt auch den letzten Mündungsrand der Schale. Beim Beginn der nächsten Hauptperiode des Wachstums wird sich der Mantelrand aus den Falten des Mündungsrandes der Schale ablösen und zur Bildung des nächsten Schalenabschnittes vorwachsen; unterwegs tritt ein kurzer Stillstand, eine kleinere Ruhepause ein, die als Zeichen einen niedrigeren Kamm hinterläßt, worauf der Man-

1) Vergl. Neumayr, Stämme des Tierreichs, S. 183, Anm. 2.

tel die zweite Hälfte der Wachstumsperiode vollendet. Nach Abschluß derselben breitet er sich wieder nach außen aus, das Tier lebt in der vergrößerten Schale so lange, bis eine weitere Vergrößerung nötig wird, worauf sich dann die nächste Wachstumsperiode, der nächste Vorstoß des Schalenwachstums einleitet.

Die Segmentierung der Schneckenschalen ist nur äußerlich, eine Trennung der Schalenhöhle durch Scheidewände, die, wie bei den Thalamophoren, nur durch eine oder mehrere enge Porenöffnungen durchbrochen sind, verträgt sich nicht mit der hohen Organisation des die Schale ausfüllenden Mollusks. Dagegen sind die Schalen der Cephalopoden durchweg durch Scheidewände gekammert, hier sitzt aber das Tier auch nur in der jeweilig letzten Kammer, die man deshalb als Wohnkammer bezeichnet. Wird ihm diese zu klein, so rückt es ein Stück vor, baut sich eine weitere größere Kammer an und schließt den verlassenen Raum hinter sich durch eine Scheidewand ab, u. s. f. Das Wachstum, resp. das Verhältnis des Organismus zur Schale ist also hier ein prinzipiell anderes wie bei Schnecken und Thalamophoren.

Bei den Cephalopoden-, speziell den Ammonitenschalen sind die Kammerscheidewände wie bekannt vielfach gewunden und gebogen und veranlassen durch ihren seitlichen Ansatz an die Schalenwand entsprechend gewundene Kammergrenzen, die Lobenzeichnungen, welche man an jeder Ammonitenschale beobachten kann. Es verdient nun als höchst merkwürdiges und interessantes Faktum hervorgehoben zu werden, daß auch bei Thalamophorenschalen hie und da ganz entsprechende Verhältnisse wiederkehren, als prägnantes Beispiel habe ich in Figur 267 die Abbildung der Amphistegina Lessonii d'Orb. (nach Möbius) wiedergegeben, dieselbe besitzt dieselben Lobenzeichnungen wie eine Cephalopodenschale und zeigt überhaupt auffallende Ähnlichkeit mit einer Ammonitenschale. Dieses Auftreten derselben morphologischen Befunde bei zwei Organismengruppen, die sonst miteinander gar nichts zu thun haben, legt die Vermutung nahe, daß auch hier vielleicht, ebenso wie beim Vierstrahlergerüst, ein und derselbe allgemeingültige, vom Organismus unabhängige physikalische Bildungsfaktor im Spiel ist?

Durch das terminale Wachstum zerfällt eine Schale in eine Anzahl kettenförmig aneinandergereihter Schalen, sie büßt hierdurch den Eindruck einer einheitlichen Schale, einer geschlossenen Form mehr oder minder ein. Es giebt nun einen Vorgang, welcher dieser Decentralisierung entgegenstrebt und wieder mehr oder weniger vollständig eine Centralisation und Integration der aus zahlreichen Kammern zusammengesetzten Schale herbeiführt. Die Kammern gruppieren sich enger aneinander, legen sich aufeinander, übereinander oder umwachsen und umhüllen sich sogar gegenseitig. Es geschieht dies in verschiedenartiger, gleich näher

zu besprechender Art und Weise, als typisches Beispiel möge fürs erste die durch die ganze Thalamophorenverwandtschaft weit verbreitete spiralige Aufrollung genannt werden. — Wie haben wir uns die Mechanik dieser Vorgänge zu denken? — Auch hier ist es die Flüssigkeitsmechanik und speziell die Oberflächenspannung, welche uns der Lösung des Rätsels auf die Spur verhilft. Wir hatten uns klar gemacht, daß die Oberflächenspannung im allgemeinen zwischen solchen Stoffen am geringsten sein wird, welche die meiste Verwandtschaft und Ähnlichkeit miteinander besitzen, welche am meisten geneigt sind, durch Diffusions- und Lösungsvorgänge zu einander in regen Stoffaustausch zu treten. Zuweilen scheint die Oberflächenspannung ein sehr empfindlicher Maßstab für stoffliche Verwandtschaft und Differenz zweier Körper zu sein. So beobachtete Karl Brandt [1]), daß Syncytien kolonialer Radiolarien ein und derselben Spezies miteinander zu einem einheitlichen Qualster zusammenkleben und verschmelzen können, nicht dagegen solche, die verschiedenen Arten angehören; ein Verhalten, welches augenscheinlich auf Differenzen in der Oberflächenspannung zurückzuführen ist; zwischen zwei gleichartigen Sarkoden derselben Art besteht überhaupt keine Oberflächenspannung, sie vereinigen und mischen sich ohne weiteres; zwei Sarkoden verschiedener Radiolarienarten werden chemisch und physikalisch zwar sehr ähnlich sein, ihre Unterschiede werden äußerst subtiler Art sein, aber immerhin genügen, um eine wenn auch noch so geringe gegenseitige Spannung zu bewirken, die eine völlige und dauernde Vereinigung verhindert. — Denken wir uns eine monothalame Thalamophore, die eben im Begriff ist, die zweite Kammer zu bilden. Die aus der Mündungsöffnung herausgetretene, für die nächste Kammer bestimmte Protoplasmapartie (vergl. Fig. 13) ist derselben bildenden Kraft der Oberflächenspannung unterworfen, die auch der ersten Kammer ihre Form gab, nur haben sich bei ihr die Verhältnisse etwas kompliziert. Bei der Gestaltung der Anfangskammer kam (von der Schwerkraft abgesehen) nur der eine Faktor der Oberflächenspannung zwischen Sarkodekörper und umgebendem Meerwasser in Betracht, bei der Gestaltung einer zweiten Kammer müssen wir aber außerdem noch die Oberflächenspannung zwischen dem Sarkodekörper dieser zweiten Kammer und dem exoplasmatischen Überzug der ersten Schale, dem extrakortikalen

1) K. Brandt, Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel S. 78—82.

Exoplasma der vorhergehenden ersten Kammer in Rechnung ziehen. Der erstere Faktor, die Oberflächenspannung zwischen Sarkode und Meerwasser, wird sich etwa gleich geblieben sein und einen bestimmten Grad besitzen, die Oberflächenspannung zwischen dem Exoplasmaüberzug der ersten Kammer und dem Protoplasma der zukünftigen zweiten wird dagegen gleich Null sein oder doch in engen Grenzen um Null herum schwanken. Das extrakortikale Exoplasma der ersten Kammer wird infolgedessen bestrebt sein, die aus der Mündungsöffnung herausgetretene Sarkodemasse an sich heranzuziehen, diese wird, falls nicht andere Momente entgegenstehen, dieser Anziehung folgen und mehr oder weniger weit auf die erste Kammer herabfließen, statt sich schlank von derselben zu erheben. Hierdurch erklärt sich die Tendenz der Kammern einer Schale, von der gestreckten Richtung abzuweichen und sich enger aneinander anzuschließen, finden die Integrationsvorgänge der Thalamophorenschalen ihre natürliche Erklärung. Dieselben können, wie schon erwähnt wurde, in verschiedener Weise und in verschiedener Vollständigkeit erfolgen, woraus sich verschiedene Bautypen der Thalamophorenschalen ergeben, die sich aber uns von unserem allgemeinen ätiologisch-mechanischen Gesichtspunkte aus als Spezialfälle ein und derselben Erscheinungsgruppe unterordnen, die wir passender Weise eben als die der Integrationsvorgänge bezeichnen können. — Der einfachste Fall ist der, daß die Sarkode der neu zu bildenden Kammer an der vorhergehenden Kammer zu allen Seiten eine Strecke weit herabfließt, es entstehen so Kammerreihen, deren Kammern mehr oder weniger weit übereinandergestülpt resp. ineinandergesteckt erscheinen (Fig. 268). Erfolgt das Herabfließen nur zweiseitig, so reiten die Kammern aufeinander, wie wir es bei dem Frondicularientypus finden. Fließt die Sarkodemasse der zweiten Kammer einseitig an der ersten herunter, so ist bei der Bildung der 3. Kammer die der 2. entgegengesetzte, freigebliebene Seite eine Lücke, die die Sarkodemasse der 3. Kammer auszufüllen trachtet, die 4. Kammer setzt sich dann wieder auf der gegenüberliegenden Seite über der nun tiefer liegenden 2. an und so geht, nachdem einmal der entsprechende Anfang gemacht ist, die Übereinanderlagerung der Kammern regelmäßig alternierend von der einen Seite zur anderen im Zickzack weiter; es entsteht ein Baustil, den wir bei der großen Gruppe der Textilariden verkörpert finden (Fig. 269). Ähnlich ist die Gruppierung der Kammern bei der in Figur 270 dargestellten Polymorphina, nur ist die Zweizeiligkeit nicht so scharf

ausgeprägt, deshalb, weil hier die Kammern noch inniger und vollständiger übereinandergreifen, was der ganzen Form einen äußerlich abgerundeten einheitlichen Habitus verleiht, daher vielleicht auch ihr Beiname rotundata BORNEMANN's. — Geht von einer kugeligen Anfangskammer sei es ein gleichmäßiges, sei es ein rhythmisches Wachstum aus, so kann sich der aus der Mündungsöffnung herauswachsende Sarkodestrom zunächst infolge irgend eines unwesentlichen, zufälligen äußeren Anstoßes nach irgend einer Seite zu dem Exoplasmaüberzug der Anfangskammer überneigen; durch diesen ersten Schritt ist dann aber die Windungsrichtung einer sich entwickelnden Spirale ein für allemal fest bestimmt; der Sarkodestrom wird dann in der einmal angegebenen Richtung zunächst die Anfangskammer umwachsen, um dann auf dem Rücken der jeweilig nächst-inneren, unteren Windung allmählich fortfließend den Bau der Schalenröhre resp. der Kammerreihe in der Spirale herumzuführen (vergl. Fig. 231, 37, 261—265 und die übrigen Abbildungen spiraliger Formen). Noch gesteigert wird endlich der durch das spiralige Wachstum bewirkte Integrationsprozeß der Schale dadurch, daß die Spiralumgänge die Tendenz zeigen, sich auch seitlich über die nächstinneren Umgänge herabzuerstrecken und so die älteren Teile der Schale zu umwachsen. Diese Umwachsung der älteren Schalenteile durch die jüngeren kann man in ihrem allmählichen Fortgange besonders schön bei den Milioliden beobachten, es läßt sich hier eine successive Steigerung des Umgreifungsprozesses konstatieren von Cornuspira und Spiroloculina, wo noch alle Windungen frei zu Tage liegen, durch Quinqueloculina, Triloculina, Biloculina bis zu Uniloculina. Da, wo die Umgreifung vollständig durchgeführt wird, umhüllt die größte jüngste[1]) Kammer

1) Daß der Zuwachs sich successive steigert, seine Produkte successive an Größe zunehmen, ist für sämtliche Rhizopoden, konzentrisch sowohl wie terminal wachsende, allgemeine Regel und, wie wir uns bereits früher (vergl. S. 235 u. 426) klar machten, sehr natürlich, ebenso natürlich, wie daß ein Kapital, zu dem die Zinsen immer wieder geschlagen werden, immer mehr Zinsen produziert. — Als ein sehr prägnantes Beispiel von starker Größenzunahme speziell der letzten Kammer verdient u. a. besonders Cymbalopora bulloides d'Orb. (siehe BRADY, Challenger-Report, pl. 102, Fig. 8) Erwähnung, wo das Verhältnis derart ist, daß die ganze übrige Schale nur als kleine flache, der mächtig aufgetriebenen kugeligen Endkammer aufsitzende Kappe erscheint, die gegebenenfalls bequem 10mal in der letzteren Platz finden könnte.

jedesmal die gesamte übrige Schale; wenn man eine solche Form im unversehrten Zustande von außen betrachtet, sieht man nur die Schalenoberfläche der jüngsten letzten Kammer, und erst wenn man diese aufbricht, sieht man die nächste Kammer (eine Form, bei der dieses Verhältnis nahezu erreicht ist, giebt Fig. 271). — Es wurde häufig beobachtet, daß eine Globigerinenschale in einer großen kugelrunden Schale eingeschlossen war (Fig. 273); genau dieselben kugelrunden, von zahlreichen Poren durchbohrten Schalen waren aber auch ohne eingeschlossene Globigerinenschale beobachtet und zu einer eigenen Gattung Orbulina erhoben worden. Daß die beiden Schalenformen der Globigerina und Orbulina vereinigt bei demselben Individuum vorkommen und ihre Übereinstimmung in Bau und Struktur der Schalenwand spricht für einen genetischen Zusammenhang beider Formen; auf der anderen Seite ist es dagegen auffallend, daß beide Formen noch öfter getrennt bei verschiedenen Individuen vorkommen und daß die konstatierte Vereinigung beider der Art ist, wie wir ihr bei keiner anderen Schalenbildung der Rhizopoden begegnen: die Globigerinenschale schwebt lose in der Hohlkugel der Orbulina darin, ohne mit ihr materiell verbunden, etwa an irgend einer Stelle der Innenfläche der Orbulina angekittet zu sein (Fig. 273). Zur Deutung dieser merkwürdigen Befunde ist viel diskutiert und sind verschiedene, zum Teil recht abenteuerliche Ansichten aufgestellt worden. Uns scheinen die Verhältnisse einfacher zu liegen, als es auf den ersten Blick scheint und im Anschluß an die vorhergehenden Erörterungen ihre natürliche Erklärung zu finden. Gerade bei den Globigerinen ist die Steigerung der Wachstumsenergie und die hierdurch bewirkte Größenzunahme der Kammern sehr beträchtlich (Fig. 272, 273), die jüngsten Kammern übertreffen die ersten und ältesten an Größe um ein Vielfaches. Wird nun bei einem Globigerinenindividuum die für die letzte Kammer bestimmte Sarkodemasse so mächtig, daß sie die ganze Schale zu überfluten und sich von deren Grundlage zu emanzipieren vermag (wodurch auch der bei Uniloculina noch gewahrte Zusammenhang zwischen der älteren Schale und der Wandung der äußeren umgebenden jüngsten Kammer verloren geht), so wird sie als kugelrunder Tropfen dieselbe in ihrem Innern vollständig aufnehmen, und kommt es dann zur Schalenbildung, so haben wir einen Befund, wie er uns in Figur 273 entgegentritt. — Auch die Orbulinen ohne eingeschlossene Globigerinenschale sind erklärlich. Dafür, daß auch Resorption von Gerüstsubstanz bei der Bildung der

Kalkschalen der Thalamophoren eine Rolle spielt, hatten wir im ersten Abschnitt (S. 236—239) beweisende Belege beigebracht. Es liegt daher kein Hindernis im Weg, das Fehlen der Globigerinenschale in Orbulinen durch nachträgliche Resorption zu erklären. Die darwinistische Deutung würde demnach lauten: nach Bildung einer äußeren, alles umschließenden Kugelschale hat die Globigerinenschale ihren Zweck als schützendes Gehäuse verloren und wird daher rückgebildet, d. h. nachträglich wieder aufgelöst. — Wie ist aber diese Auflösung zu erklären? Unser ätiologisch-mechanischer Erklärungsversuch hierfür ist der: durch die plötzliche mächtige Ausdehnung des Sarkodekörpers wird das Lagerungsverhältnis der Schale in ihm ein ganz anderes; während die Schale den Sarkodekörper früher noch zu fassen vermochte und mit seinen Formen und Schichtungsverhältnissen harmonierte, tritt jetzt eine äußere Umgestaltung und innere Umlagerung des letzteren ein. Das skeletogene und motorische Exoplasma wird sich von der Globigerinenschale entfernen und sich der nunmehrigen Gestalt des Weichkörpers konform als periphere Schicht über den kugeligen Sarkodetropfen verteilen, die Globigerinenschale kommt somit aus dem schalenbildenden und schalenerhaltenden Exoplasma in das Entoplasma zu liegen, in dem sich hauptsächlich der Chemismus der Verdauung, überhaupt die vegetativen Prozesse des Stoffwechsels abspielen werden; die spezifischen Eigenschaften des Entoplasmas werden der Erhaltung der Schale ungünstig sein, in ihm fällt die Globigerinenschale allmählich der Auflösung anheim, etwa ebenso, wie es einem Knochen ergehen würde, der aus unserem Körper in unseren Magen gelangen und der zersetzenden Einwirkung der Magensäure anheimfallen würde. — Die drei beobachteten Befunde: 1) freie Globigerinenschale (Fig. 272), 2) Globigerinenschale von einer Orbulinaschale umschlossen (Fig. 273) und 3) leere Orbulinaschale sind wahrscheinlich weiter nichts wie individuelle Variationen, die durch ebenso viele Abstufungen in der Wachstumsenergie des Sarkodekörpers bedingt sind. Hält sich das Wachstum in dem successiven Kammerzuwachs konformen Grenzen, so bleibt es bei der Bildung einer einfachen freien Globigerinenschale. Steigert sich das Wachstum zuletzt sehr beträchtlich, so kommt es zur Bildung einer umschließenden Orbulinaschale; findet dies erst spät, kurz vor dem Tode resp. vor der Auflösung des Rhizopodenkörpers in Sporen statt, so bleibt die Globigerinenschale erhalten; tritt die letzte Wachstumswelle dagegen schon früh ein, so bleibt die

innere Globigerinenschale dem zerstörenden Einfluß des Entoplasma so lange ausgesetzt, bis sie gänzlich aufgelöst ist. — In der Bildung der Orbulinaschale sind wir beim höchsten Grade der Integration und Centralisation, speziell des Umgreifungsvorganges der terminal wachsenden polythalamen Thalamophorenschale angelangt; wir sehen wieder die primitive Form des kugeligen Tropfens und die dieser entsprechende Kugelschale erreicht, welche mit dem größten Volumen die geringste Oberflächenentfaltung vereinigt.

Um nach darwinistischen Prinzipien eine Erklärung der bei den terminal wachsenden Thalamophorenschalen so verbreiteten Integrationsvorgänge zu geben, stellte ich selbst vor 2 Jahren folgendes Raisonnement an [1]): „Der konzentrische Schalenbau hat einen Vorteil, welcher dem terminalen an und für sich abgeht. Ein System mehrerer ineinander geschachtelter Kugelschalen oder von Teilen solcher bildet ein nach außen abgeschlossenes, abgerundetes Ganze, welches äußeren mechanischen Angriffen eine möglichst geringe Oberfläche darbietet; gerade umgekehrt verhält es sich bei den Produkten des terminalen Wachstumsprozesses, bei denen die einzelnen Kammern in Form einer mehr oder weniger langen Kette aneinander gereiht sind. Ganz abgesehen davon, daß eine solche Kammerreihe von bedeutender Länge für die Lokomotion sehr hinderlich ist, ist sie verhältnismäßig sehr zerbrechlich und von statischem resp. mechanischem Gesichtspunkte aus unvorteilhaft. Diese Nachteile des terminalen Wachstums umgehen die Thalamophoren und vereinigen die Vorteile der konzentrischen Schalensysteme mit dem terminalen Wachstum dadurch, daß sie ihre Kammerreihe meist nicht in gestrecktem Zustande belassen, sondern bei der Mehrzahl der Formen spiralig einrollen. Als weitere Fortführung der spiraligen Aufrollung ist die gegenseitige Umgreifung der Kammern anzusehen, welche in mehr oder weniger ausgeprägter Weise sich bei vielen Thalamophorengruppen findet."

Diese Erörterung klingt zunächst ganz plausibel. Natürlich müssen wir in Bezug auf ihren Erklärungswert immer bedenken, daß sie, als darwinistische Erklärung, uns nur die große Verbreitung der Integrationsvorgänge als zweckmäßiger und daher durch die Naturzüchtung begünstigter Umstände eventuell verständlich machen könnte. Hier wie überall kann der Darwinismus mit seiner Selektionstheorie nur zeigen, inwiefern eine Bildung durch die äußeren Verhältnisse und Umstände zugelassen wurde, über die bewirkende Ursache, die causa efficiens, das eigentliche Wesen

---

1) Vergl. Pylombildungen, S. 110—114 und Betrachtungen über den Bau der Rhizopodenschalen, Biolog. Centralbl., Bd. IX, S. 333—352.

einer Bildung kann uns nur eine ätiologisch-mechanische Erklärung, wie wir sie in Bezug auf den in Rede stehenden Gegenstand oben versucht haben, Aufklärung verschaffen. Kehren wir nach dieser Erinnerung jedoch wieder zu unserem Thema zurück!

Nehmen wir also vorläufig an, die eben gegebene darwinistische „Erklärung" habe, innerhalb der soeben abgesteckten Grenzen ihrer Leistungsfähigkeit, das Richtige getroffen. Wie kommt es dann, daß der unzweckmäßige terminale Wachstumstypus überhaupt aufkommen konnte, und daß erst auf Umwegen eine notdürftige Integration der Schalen angestrebt wird, die direkt und viel vollkommener dadurch hätte erreicht werden können, daß alle Rhizopoden, Radiolarien und Thalamophoren, gleich von Anfang an die perforat-konzentrische Bauart befolgten? Die Thatsachen liegen so, daß bei Radiolarien sowohl die perforat-konzentrische als auch die pylomatish-terminale Bauart, bei den Thalamophoren hingegen ausschließlich die letztere vertreten ist; wie kommt dies? Über diese Schwierigkeit suchte ich mir damals durch folgende Meditation hinwegzuhelfen: „Der Grund dieses verschiedenen Verhaltens der Thalamophoren und Radiolarien liegt darin, daß die beiden in Betracht kommenden Bauarten verschiedene Ansprüche an die Festigkeit des Materiales stellen. Die perforat-konzentrische Schalenkonstruktion verlangt viel festeres Material wie die pylomatisch-terminale, und daher kommt es, daß, während bei den Kieselskeletten der Radiolarien beide Schalenkonstruktionen in höchster Vollendung und Komplikation vertreten sind, die Thalamophoren genötigt sind, ausschließlich pylomatisch - terminale Gehäuse zu bauen, denn bei ihrem im Vergleich zur Kieselsäure weichern Baumateriale wäre es ihnen nicht möglich, unbeschadet der Festigkeit ihrer Schalen den Radiolarien ähnliche konzentrische luftige Skelette zu bilden, sie müssen ihre Schalen eben solider und massiger herstellen, um ihnen die nötige Festigkeit zu geben. Schon bei oberflächlicher Betrachtung fällt es auf, daß ganz im allgemeinen die Schalen der Thalamophoren bei weit geringerer Formenmannigfaltigkeit und Differenzierung viel massiger und plumper sind, wie die oft höchst komplizierten, graziösen und zierlichen Radiolarienskelette. Es ist im Wesen der perforat-konzentrischen Bauart begründet, daß dieselbe eine luftigere Ausführung verlangt. Da keine Hauptmündungsöffnung vorhanden ist, ist der Verkehr der Sarkode mit der Außenwelt, und bei mehrschaligen Formen auch zwischen den einzelnen Schalenzwischenräumen, ausschließlich auf die Poren der Schalen angewiesen, welche im Interesse einer leichten Kommunikation nicht zu eng, die dazwischenliegenden Skeletteile nicht zu massig sein dürfen; ebenso ist eine Verbindung der konzentrisch ineinandergeschachtelten Gitterkugeln der mehrschaligen Formen nur durch freie Radialstäbe möglich, welche auch eine gewisse Stärke nicht überschreiten dürfen. Anders liegen die Verhältnisse bei der pylomatisch-terminalen Konstruktionsart. Hier treten die Poren der Hauptmündungsöffnung dem Pylom gegenüber in ihrer Bedeutung

sowohl als auch infolgedessen in ihrer Ausbildung sehr in den Hintergrund, fehlen bei den imperforaten Formen sogar ganz; die Schalenwand kann daher auch kompakter und fester ausgeführt werden. Ebenso ist eine Verbindung der einzelnen Schalen bei mehrkammerigen Formen nicht durch freie Radialbalken nötig, sondern dieselben legen sich mit ihren Wänden direkt aneinander."

Auch dieser Gedankengang ist rein darwinistischer Natur. Die Naturzüchtung, die Selektion ist es, welche mit der Festigkeit des Materiales rechnet, nur diejenigen Geschlechter ließ der Kampf ums Dasein aufkommen, die ihre Schalen nach einem der Festigkeit ihres Baumateriales angemessenen Baustile ausführten. Weshalb bauten aber diese Rhizopoden nach diesem, jene nach jener Bauart ihre Gerüste, worin besteht das Wesen, die wahre bewirkende Ursache der verschiedenen Bauarten? Diese Frage kann uns abermals nur eine ätiologisch-mechanische Erklärung beantworten, — und diese ergiebt sich aus unserer Lehre von den verschiedenen Typen der Gerüstbildung. Für unsere Frage kommen die beiden Typen der Cuticulaschale und des Vierstrahlergerüstes in Betracht. Die Thalamophorenschalen sind Cuticulaschalen; die Cuticulaschale wird als kontinuierliche Chitinmembran in dem kontinuierlichen Exoplasmaschlauche angelegt, es würde ihrer Funktion als Stützmembran des letzteren zuwiderlaufen, wenn ihre Kontinuität durch allzu zahlreiche und große Durchbruchstellen beeinträchtigt würde, was auch gar nicht in den Bedingungen, unter denen ihre Bildung zustande kommt, gegeben ist; es macht sich daher bei den Cuticulaschalen die Tendenz geltend, für den nötigen radialen Verkehr eine große Hauptmündungsöffnung frei zu halten, während an den übrigen Stellen der Schale die Bildung von Öffnungen vernachlässigt wird, entweder sind außer dem Pylom gar keine Öffnungen mehr vorhanden oder nur sehr feine Poren. Die Radiolarienskelette sind Vierstrahlergerüste, die Bedingungen, unter denen ihre Bildung stattfindet, sind gerade entgegengesetzte wie bei der Cuticulaschale. Die Vierstrahlergerüste entstehen in schaumigem Protoplasma, sie geben die Formen des Kantensystems des protoplasmatischen Schaumgerüstes wieder und sind infolgedessen schon der Natur der Sache nach luftig und leicht gebaut. Die verschiedenen Bauarten beruhen also auf dem Wesen der verschiedenen Gerüstbildungstypen und dieses wieder auf der Beschaffenheit des Sarkodekörpers selbst. — Außerdem bin ich aber auch mehr und mehr zu der Überzeugung gekommen, daß eventuelle Differenzen in der Festigkeit von Kalk- und Kieselmaterial auch als indirekte, die Selektion herausfordernde Momente die Art des Gerüstbaues nicht oder so gut wie nicht beeinflussen; auch bei den Kalkschalen der Thalamophoren kommen sehr feine Bildungen vor, als ein Beispiel führe ich nur die excessiv langen und dünnen Nadeln an, mit denen die Schalen der pelagisch lebenden Globigeriniden besetzt sind (Fig. 215, 272); auf der anderen Seite findet man bei den Kieselschalen der

Radiolarien häufig einen sehr massigen und kompakten Bau (vergl. Fig. 104, 105, 119—121, 127, 137, 139, 140, 216—218). Etwas ganz anderes ist es natürlich, und dies braucht wohl kaum noch besonders bemerkt zu werden, mit den aus Fremdkörpern agglutinierten Sandschalen; ist bei diesen das aufgenommene und zum Schalenbau verwandte Material grob, so können die Formen der Schalen natürlich auch nur grob ausfallen; dies ist eine mechanische Notwendigkeit, nicht eine durch Selektion erzielte Nützlichkeit. — Wie bei verschiedenen anderen Gelegenheiten, so sehen wir auch hier wieder, daß sich ein richtiges kausales Verständnis der Rhizopoden und ihrer Formen nur aus einer mechanischen Auffassung, aus der Erforschung der mechanischen causae efficientes ergiebt, und daß mit dem DARWIN'schen Selektionsprinzip nichts anzufangen ist. Die Naturzüchtung wird auf die Entwickelung des Formenheeres der Rhizopoden so gut wie keinen Einfluß ausüben, auf dieser niedrigen Stufe des Lebens werden die mechanischen Bildungskräfte frei schalten und walten, ohne durch das Dazwischengreifen der Naturzüchtung wesentlich korrigiert zu werden. Hiermit nehmen wir natürlich auch unsere ehemalige, oben referierte Auffassung von dem Einfluß der selektuellen Naturzüchtung auf das Vorkommen der Integrationsvorgänge terminal wachsender Schalen, der spiraligen Aufrollung etc. zurück.

Nachdem wir im Vorstehenden den Formenaufbau der Rhizopodenschalen, die Bildungsmechanik ihrer mannigfaltigen, meist wunderbar regelmäßigen und gesetzmäßigen Formen und Bauarten dem Verständnis näher zu bringen gesucht haben, haben wir zum Schlusse noch einiger Momente zu gedenken, die eine Degeneration, eine Auflösung der bestimmten Form bewirken.

Bei Thalamophorenschalen kommt es hin und wieder vor, daß die Kalkabscheidung nachträglich auf das extrakortikale Exoplasma und auf Anfangsstücke von diesem ausgehender Pseudopodien übergreift. Die Schale wird hierdurch von einer unregelmäßigen Kalkkruste überzogen, die an den verschiedensten Stellen in verzweigte Röhren, die Abgüsse der proximalen Teile der Pseudopodien, ausläuft (Fig. 274).

Die Hauptbedingung einer regelmäßigen Form und bestimmten Achsendifferenzierung besteht, wie wir sahen, in dem Gleichgewichtsverhältnis der Oberflächenspannung und der Schwerkraft bei einem frei im Wasser schwebenden Sarkodetropfen. Diese Bedingung ist auch bei der Mehrzahl der Rhizopoden, den einzellebenden Formen erfüllt, nicht jedoch da, wo zahlreiche

Individuen zu einem kolonialen Verband, einem Cönobium, vereinigt sind. Das ganze Cönobium ist in diesen Fällen der individualisierte, den gestaltenden und durch Gleichgewichtsverhältnisse regulierten mechanischen Kräften unterworfene Sarkodetropfen, und die Qualster als Ganzes können[1]) denn auch häufig regelmäßig geschichteten und strahligen Bau besitzen — die physikalischen Kräfte und Gesetze machen keinen Unterschied zwischen vergleichend-anatomisch biologischen Individualitätsstufen —, die einzelnen Zellindividuen liegen hingegen als Teile in dem gemeinschaftlichen Ganzen darin, ohne ein individualisiertes Gleichgewicht zu genießen. Wir finden denn auch, daß da, wo es bei den kolonialen Radiolarien um die Centralkapseln überhaupt zur Bildung zusammenhängender Schalen kommt, die letzteren in der Regel unregelmäßig strukturiert und gebaut sind. Als ein Beispiel diene die in Figur 275 dargestellte Trypanosphaera transformata; das ganze Cönobium besitzt einen sehr regelmäßigen konzentrischen und radialen Bau, auch die Schalen der einzelnen Individuen ordnen sich der konzentrischen Lagerung unter, indem sie alle in einer oberflächlichen Schicht der Kugel verteilt sind, besitzen aber selber unregelmäßige Gestalt, die in diesem Falle in der inkonstanten Zahl und Anordnung der Mündungsröhren ihren Ausdruck findet.

Es ist eine bekannte physikalische Erscheinung, daß ein Tropfen, der frei schwebend regelmäßige Kugelform besitzt, diese aufgiebt und unregelmäßig auseinanderfließt, sobald er herabsinkt und den festen Boden erreicht. Ganz ebenso verhält es sich mit den Sarkodekörpern der Rhizopoden, auch bei ihnen ist der Übergang zu einer auf einem festen Substrat seßhaften Lebensweise in der Regel das Signal zur Aufgabe der regelmäßigen Form. — Da wir keine festsitzenden Radiolarien kennen, kommen hier nur die Thalamophoren in Betracht. Figur 276 zeigt eine festsitzende polythalame Form, deren Kammern ein unregelmäßiges Aggregat bilden, wenngleich sie eine Tendenz zum spiraligen Bau noch schwach durchblicken läßt. Noch weiter ist die Degeneration bei der Thalamophore von Figur 277 gediehen. Während bei der soeben besprochenen Form die Kammern doch wenigstens noch zu einer geschlossenen Gruppe zusammenhalten, ist hier auch diese Inte-

---

1) Vergl. hierzu d. Anm. auf S. 420/21.

gration aufgegeben. Nur rechts unten in der Ecke sieht man ein kleines Anfangsstück, welches noch spiralig aufgerollt ist, von da an ist der fortwachsende Sarkodestrom ohne bestimmte Richtung auf dem Substrat umhergeflossen. Der Sarkodestrom mit der ihn überdeckenden Schalenmasse macht den Eindruck eines Lavastromes, der sich unter seiner Erstarrungskruste fortbewegt. Entsprechende Befunde kommen auch bei ungekammerten festsitzenden Thalamophoren vor; die auf dem Substrat sich regellos hin und herschlängelnden Röhren derselben sehen Serpularöhren täuschend ähnlich (Fig. 278). Ganz besonders instruktiv zur Demonstration der Folgen, welche die Anheftung an eine feste Unterlage für die Gestaltung nach sich zieht, ist aber der Entwickelungsgang verschiedener Carpenterien. Eine ganz junge Carpenteria hat noch das Aussehen einer typischen polythalamen, regelmäßig spiraligen Thalamophore (Fig. 279 a), ein solches Entwickelungsstadium entspricht ausgewachsenen Formen, die sich wahrscheinlich erst spät, nachdem ihr Schalenbau schon größtenteils oder ganz fertig ist, festsetzen und deshalb auch wohl ihre regelmäßige Gestalt beibehalten. So ist es z. B. für Figur 41 wahrscheinlich, daß die Anheftung nach Bildung der inneren regelmäßigen Kalkschale erfolgt, und daß nachher nur noch der äußere Sandmantel (von dem bei Figur 41, ein Zeichen beginnender Formauflösung, schon links 2 Pseudopodienröhren ausgehen) angebaut wird. Bei Carpenteria erfolgt nun aber die Anheftung vermutlich früh, bald nachdem der Schalenbau begonnen hat, und daher ist eine regelmäßige Thalamophorengestalt auch nur während der ersten Stadien der Entwickelung zu beobachten. Dann wächst die Schale zwar auch noch spiralig weiter, fließt aber zu gleicher Zeit seitlich auf dem Substrat auseinander (Fig. 279 b u. c); das Endresultat ist eine unförmliche Kalkkruste (Fig. 279 d), an der man noch notdürftig erkennen kann, daß von einem gemeinschaftlichen Centrum, der ehemaligen Spindel der Spirale, grobe Kalklappen ausgehen, die den auseinandergeflossenen Kammern entsprechen. — Wir konnten zwei ursprünglichste Formen des Rhizopodenkörpers konstatieren: für die frei im Wasser schwebende Lebensweise die des kugeligen Tropfens, für die auf dem Boden hinkriechende Lebensweise die grobe Pseudopodien aussendende Amöbe, von beiden Urgestalten sahen wir auch die Schalenbildung ausgehen: monothalame Kugelschalen, Astrorhiza. Zur ersteren Ausgangsform sahen wir die Gerüstbildung durch den in der Bildung der Orbulinaschale zu seinem Höhepunkt ge-

steigerten Integrationsprozeß zurückkehren; zur anderen Ur- und Ausgangsform, dem Astrorhizatypus, führt der Übergang zur seßhaften Lebensweise zurück; die Zirkel schließen sich, und wir können oft, ja meist nicht entscheiden, ob wir es mit ursprünglich oder sekundär einfachen Formen zu thun haben. Dies gilt besonders für manche Carpenterien, bei denen uns auch die Entwickelungsgeschichte keinen Anhalt mehr giebt und die gleich von Anfang an als verästeltes Pseudopodienbäumchen emporwachsen (Fig. 280) und rasenförmig, kleinen Korallenstöckchen ähnlich, fremde Gegenstände überziehen (Fig. 281).

Interessant ist die Art und Weise, wie die von Möbius [1]) genau untersuchte Carpenteria Rhaphidodendron ihr Kalkstöckchen aufbaut. Es läßt sich dies an den weiterwachsenden Enden der Äste gut beobachten (Fig. 30). Zunächst verkittet der Sarkodestrom des Pseudopodiums ergriffene Spongiennadeln und sonstige Fremdkörper mit sezernierter Chitinmasse zu einer Gerüsthülle, über die erst nachher die Kalkwand hinwegwächst. Ein eifriger Phylogenetiker könnte hierin einen Ausfluß des „biogenetischen Grundgesetzes", eine ontogenetische Rekapitulation der phylogenetischen Entwickelung des cuticularen Schalenbaues erblicken, bei der ja, wie wir im I. Abschnitt sahen, als Verstärkung der ursprünglichen chitinigen Grundlage bei den älteren Geschlechtern vermutlich ganz allgemein agglutinierte Fremdkörper verwendet wurden (Sandschaler), die dann erst bei den höheren Typen durch selbst sezernierten Kalk ersetzt wurden. — Überlassen wir die Annahme dieser Parallele dem individuellen Geschmack und Gutdünken eines jeden.

Wir hätten nun noch eine Mechanik der Architektonik der Spongien- und Echinodermenskelette zu geben. Wir hatten erkannt, daß dem elementaren Bau der Gerüste auch dieser beiden Organismengruppen der Vierstrahlertypus zu Grunde liegt, und für diesen haben wir eine mechanische Erklärung gegeben; wir müßten nun, ebenso wie wir dies bei den Rhizopoden im Vorstehenden versucht haben, auch die Skelette der Spongien und Echinodermen ihrer Architektonik und ihrem äußeren Gesamtbauplan nach mechanisch zu begreifen suchen. Es ist leicht begreiflich, weshalb wir von einem solchen Unternehmen abstehen müssen. Bei den Rhizopoden liegen die Verhältnisse noch verhältnismäßig einfach, so daß wir bei ihnen den Versuch einer

1) K. Möbius, Foraminifera von Mauritius. — Das Heranwachsen der Äste und Auswachsen der Seitenäste bei Carpenteria unter Mitwirkung von Kalkresorption wurde im I. Abschnitt (S. 236—238) erörtert.

mechanischen Inangriffnahme der morphologischen Probleme auch des Gesamtbauplanes wagen durften, und doch müssen wir ausdrücklich darauf hinweisen, daß wir auch ihn nur als ersten Schritt auf dem ebenso interessanten wie schwierigen Gebiet aufgefaßt wissen möchten, der seinen Hauptzweck erreicht hat, wenn er zum thätigen Weiterforschen in der bezeichneten Richtung anregt. Die Erklärung der Gerüstformen der höheren mehrzelligen Organismen, der Spongien und Echinodermen, ist dagegen vorläufig noch einer fernen Zukunft anheimgegeben; an sie wird man sich erst heranwagen können, wenn die ursächlich-mechanische Erforschung des Lebens und seiner Probleme weiter gediehen und man in die Analyse der Lebensvorgänge tiefer eingedrungen sein wird.

# Inhalt.

Seite

Vorwort . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 204

I. Abschnitt:

1. Gerüstbildungstypus: Die Cuticulaschale.

I. Allgemeine Charakteristik.

Allgemeine Charakteristik der Cuticulaschale . . . . . . 208
Calymma- und Gallertbildung in Beziehung zur pelagischen Lebensweise . . . . . . . . . . . . . . . . . 209
G. Berthold's Auffassung von der Topographie der Zellmembran . . . . . . . . . . . . . . . . . 209

II. Die Cuticulaschale der Thalamophoren.

a) Die primitive Chitinschale.

Das Exoplasma als lokomotorischer Apparat . . . . . . 209
Theorie der ersten Entstehung einer Stützmembran im Exoplasmaschlauche durch funktionelle Anpassung . . . . . 211
Die Cuticulaschale ist dem Rhizopodenkörper nicht auf-, sondern eingelagert . . . . . . . . . . . . . . . . 212
Entwickelung der Cuticulaschale von einer weichen Stützmembran bis zur festen Chitinschale . . . . . . . . 213
Reliefverzierungen der äußeren Schalenfläche . . . . . . 217
Färbung der Chitinschalen . . . . . . . . . . . . . 217

b) Die durch chemische Einlagerung anorganischer Verbindungen verstärkte Cuticulaschale.

Der kohlensaure Kalk als Einlagerungsmaterial . . . . . . 218
Art und Weise seiner Einlagerung in die Chitinschale . . . 219
Dickenwachstum der Kalkschalen . . . . . . . . . . 222
Form der Einlagerung des Kalkes nach v. Ebner . . . . . 223
Steinmann's Theorie des Chemismus der Kalkabscheidung . . 224
Struktur und Dickenwachstum der Imperforatenschale . . . 227
Struktur und Dickenwachstum der Perforatenschale . . . . 227
Färbung bei Kalkschalen . . . . . . . . . . . . . 230
Reliefbildungen der äußeren Schalenoberfläche . . . . . . 231
Entstehung von sekundären Höhlungen innerhalb der Schalenwand; Zwischenkanalsystem . . . . . . . . . . . . 231

Seite
Das Längenwachstum der Schalen . . . . . . . . . . . 233
Beweise für die Mitwirkung von Kalkresorption beim Schalenbau 236
Vorkommen von Kieselsäure und Eisenoxyd als Einlagerungsmaterial . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 239

c) Die Verstärkung der Cuticulaschale durch mechanische Einlagerung von Fremdkörpern.

Die Agglutination von Fremdkörpern in ihrer Beziehung zur Nahrungsaufnahme . . . . . . . . . . . . . . . . 240
Verlauf des Schalenbaues bei Difflugia, nach Verworn . . . . 241
Verhältnis der primitiven Schalenhaut zur agglutinierenden Bauart 242
Auswahl des Baumateriales . . . . . . . . . . . . . . 242
Einfluß des Materiales auf die Ausführung des Schalenbaues . 245
Das Dickenwachstum der Sandschalen . . . . . . . . . . 246

d) Die Beziehungen zwischen den agglutinierenden und kalkschaligen Geschlechtern.

Enger Zusammenhang der sandigen und kalkigen Geschlechter 247
Phylogenie der Thalamophoren nach Neumayr; die Beziehungen zwischen Sand- und Kalkschalern, und Imperforaten und Perforaten . . . . . . . . . . . . . . . . . . 249
Ätiologie des Materialwechsels . . . . . . . . . . . . 256

III. Die Centralkapsel der Radiolarien.

Die Frage nach der Homologisierung von Centralkapsel und Thalamophorenschale . . . . . . . . . . . . . . . 260
Begriffsbestimmung des Wortes „Centrakapsel" . . . . . . 266
Übereinstimmung in der Beschaffenheit der Centralkapsel und der primitiven chitinigen Thalamophorenschale . . . . . 267
Chemische Beschaffenheit der Centralkapsel . . . . . . . 267
Stärke und Festigkeit der Centralkapsel . . . . . . . . 267
Reliefverzierungen der Centralkapsel . . . . . . . . . . 270
Die Gestaltung der Centralkapsel; extern- und intern-metamorphe Formen . . . . . . . . . . . . . . . . . . 270
Die 3 Haupttypen des Baues der Centralkapsel . . . . . . 272
Die strahligen Erscheinungen in der intracapsulären Sarkode und an der Centralkapsel . . . . . . . . . . . . . 275
Die gegenseitige genetische Beziehung der Typen der Centralkapsel 276
Die Cuticulaschale der Radiolarien als konservative Bildung im Gegensatz zu den peripheren Gerüstbildungen dieser Rhizopoden 276

---

II. Abschnitt:

2. Gerüstbildungstypus: Das Achsengerüst.

Wesen und Bildungsbedingungen des Achsengerüstes, Vergleich mit der Cuticulaschale . . . . . . . . . . . . . . . 278
Chemische Beschaffenheit des „Acanthin" . . . . . . . . 279

Seite
Erste Entstehung von Achsenfäden in den Pseudopodien als funktionelle Anpassung . . . . . . . . . . . . . . 280
Erste Entwickelungsetappe des Achsengerüstes . . . . . . . 282
Zweite Entwickelungsetappe des Achsengerüstes . . . . . . 283
Störung des konzentrischen Schichtenbaues des Rhizopodenkörpers durch die centrale Vereinigung der Achsenfäden . 283
Die Festigkeit der Achsenfäden; Übergang von den Achsenfäden der Heliozoen zu den Acantharienstacheln . . . . 283
Dritte Entwickelungsetappe des Achsengerüstes . . . . . . 284
Beschreibung der Gerüstkonstruktion an dem Beispiel der Xiphacantha serrata . . . . . . . . . . . . . . 284
Mechanisch-genetische Erklärung derselben . . . . . . . 286
Mechanisch-physiologische Leistungsfähigkeit derselben . . 290
Weitere Variationen der Gerüstkonstruktion . . . . . . . 291
Vierte Entwickelungsetappe des Achsengerüstes . . . . . . 292
Rechtfertigung unserer Auffassung von der Entstehung des Achsengerüstes derjenigen Haeckel's gegenüber . . . . . . 293
Tabellarische Übersicht über die Entwickelung des Achsengerüstes 296

---

III. Abschnitt:

**3. Gerüstbildungstypus: Die Vierstrahlergerüste.**

Einleitung . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 297

I. Vergleichende Morphologie der Vierstrahlergerüste.

a) Das Skelett der Spongien.

Vorbemerkungen . . . . . . . . . . . . . . . . . . 299
Die Gerüstbildung der Hexactinelliden . . . . . . . . . 299
Der Vierstrahlertypus in seinen verschiedenen Erscheinungsweisen bei Kalk-, Kiesel- und Hornschwämmen . . . . . . 299

b) Die Skelettbildung bei den Echinodermen 302

c) Das Skelett der Polycystinen.

Die Gruppe der Polycystinen . . . . . . . . . . . . . 306
Die Polycystinen mit loser Nadelhülle, Beloidea . . . . . 307
Entwickelung der Spumellarien und Nassellarien aus den primitiven Beloideen . . . . . . . . . . . . . . . . . 309
Entstehung und Typus der Spumellarienschale . . . . . . 310
Differenzierungsvorgänge in bezug auf die tangentiale Gitterschale 310
Differenzierungsvorgänge in bezug auf die Radialstacheln; Haupt- und Nebenstacheln; Differenzierung der Grundform . . . 311
Wachstum des Spumellariengerüstes; Bildung konzentrischer Schalensysteme . . . . . . . . . . . . . . . . . . 312
Differenzierung des Formenreichtums der Spumellariengerüste aus dem Grundtypus . . . . . . . . . . . . . . . 313
Entwickelung des Plectoideencharakters . . . . . . . . . 315
Morphologie des Plectoideenspiculums . . . . . . . . . 316

Seite

Die Frage nach der phylogenetischen Wertigkeit der skelettlosen Nassoideen . . . . . . . . . . . . . . . . . 317
Entwickelung von Ringbalkengerüsten auf Grundlage des Nadelgerüstes der Plectoideen; Bedingung der eudipleuren Grundform der Nassellariengerüste . . . . . . . . . . . . . 318
Die stephoide Entwickelung . . . . . . . . . . . . . 320
Kritische Betrachtung über den historischen Entwickelungsgang der Nassellarienmorphologie . . . . . . . . . . . 323
Zusammenfassende Charakteristik des Wesens des Nadelgerüst- und des Ringbalkenstadiums . . . . . . . . . . . . 327
Die Bildung von Cyrtoidschalen . . . . . . . . . . . . 328
Wachstum der Cyrtoidschalen . . . . . . . . . . . . 333
Verhältnis der Cephalis zu den sekundären Schalenkammern . 333
Wachstumsmodus der Cyrtoidschalen . . . . . . . . . . 334
Differenzierungen der Cyrtoidschalen . . . . . . . . . . 335
Schalenbildung bei stephoiden Gerüstformen . . . . . . . . 336
Vergleichende Gegenüberstellung der Gerüstbildung der Spumellarien und Nassellarien . . . . . . . . . . . . . . . 336

II. Ätiologie des Vierstrahlertypus.

Einige Worte zur Wegweisung . . . . . . . . . . . . . 337

a) Kritisch-geschichtliche Vorbemerkungen.

Die Biokrystallisationstheorie Haeckel's . . . . . . . . . 338
Die Untersuchungen V. v. Ebner's . . . . . . . . . . . 338
Der Erklärungsversuch Dreyer's . . . . . . . . . . . . 343
Die Ursache des Vierstrahlertypus müssen von außen wirkende Bildungsfaktoren sein, nicht dem Materiale innewohnende Krystallisationskräfte . . . . . . . . . . . . . . . . 344
Der Erklärungsversuch F. E. Schulze's . . . . . . . . . 344

b) Die Blasenspannung als formende Ursache des Vierstrahlertypus.

Die organisierten Körper besitzen ganz allgemein und in mehrfacher Hinsicht blasigen Bau . . . . . . . . . . . . . 349
Hauptregeln der den Vierstrahlertypus bedingenden Mechanik der Blasenspannung . . . . . . . . . . . . . . . . 350
Anwendung der Blasenmechanik auf die organisierten Körper . 354
Gültigkeit der Blasenmechanik auch innerhalb organisierter Körper ein logisches Postulat . . . . . . . . . . . 354
Die Zellen als blasige Elemente . . . . . . . . . . . 354
Das pflanzliche Zellgewebe . . . . . . . . . . . . . 354
Pollentetraden . . . . . . . . . . . . . . . . . 355
Aufbau pflanzlicher Embryonen . . . . . . . . . . 355
Markgewebe . . . . . . . . . . . . . . . . . . 355
Die Gewebszellen und deren gegenseitige Ab- und Ausrundung . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 355
Das tierische Zellgewebe . . . . . . . . . . . . . . 356
Epithelgewebe . . . . . . . . . . . . . . . . . 356
Chordagewebe . . . . . . . . . . . . . . . . . 357
Fettgewebe . . . . . . . . . . . . . . . . . . 357

Seite
Blasiges Bindegewebe; mechanisch-kritische Deutung des „Sternzellengewebes“ . . . . . . . . . . . . 357
Die Vakuolen als blasige Elemente; Bau des Calymma . . 361
Die blasige resp. wabige Struktur des Protoplasma . . . 364
Anwendung der erhaltenen Resultate auf die Skelettbildung. . 365
Universelle Herrschaft der Blasenspannung und Verbreitung des Vierstrahlertypus bei der Skelettbildung . . . . . . 366
Die Skelettbildung und deren Bedingungen bei den Spongien, den Echinodermen und den Rhizopoden . . . . . . . 366
Bildungsmechanik des Tetraeders und typischen Vierstrahlers 369
„ der dreikantigen Gerüstbalken . . . . 370
„ von Echinodermentetraeder und -spiculum 370
„ der Spicula . . . . . . . . . . . . . 370
„ polycentrischer Spicula . . . . . . . . 371
„ der spongiösen Gerüste . . . . . . . . 371
„ gleichmäßig flächenhafter Schalen und konzentrischer Schalensysteme . . . . . 372
„ von Schalen mit promorphologischer Achsendifferenzierung . . . . . . . . . . 374
„ der verschiedenen Schalenstrukturen . . 374
„ von Arkadenbogen . . . . . . . . . 379
„ von Ankern . . . . . . . . . . . . 380
„ von mistgabelförmigen Stacheln . . . . . 381
„ der Zickzackbalken . . . . . . . . . . 381
„ der Dictyochaskelette . . . . . . . . . 382
Die successive Skelettbildung und deren Resultate . . . . . 383
Das rhythmische Schalenwachstum . . . . . . . . . . 383
Entstehung von sekundären Poren in den primären . . 384
Bildung von Leistennetzen auf Schalenflächen . . . . . 384
„ „ Tetraedern auf der Schalenfläche . . . . . 385
„ „ Spiculis mit überzähligen Strahlen . . . . 386
In freien Sarkodesträngen (Pseudopodien) gebildete Gerüstteile 386
Bildung von Gittern, deren Balken sich rechtwinklig kreuzen 388
Schlußwort . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 388

---

IV. Abschnitt:

**4. Gerüstbildungstypus: Die Mosaikschalen.**

Einleitung . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 389

I. Darstellung der Befunde.

Die Mosaikschalen von Süßwasserrhizopoden . . . . . . . 389
Bildung derselben . . . . . . . . . . . . . . . . 390
Ein kritisches Bedenken . . . . . . . . . . . . . 391
Die Mosaikschalen von Difflugia spiralis und Carterina spiculotesta 392
Die Mosaikschalen von Heliozoen . . . . . . . . . . 392
Die Mosaikschalen von Acantharien (der Sphaerocapsiden) . . 393

Seite

II. Erklärungsversuch.

Erörterung der Auffassung der Mosaikschalen der Thalamophoren (Süßwasserrhizopoden und Carterina) . . . . . . . 393
Erklärungsversuch der Mosaikschalen der Sphaerocapsiden . . 396
Bemerkungen über die Mosaikhüllen der Heliozoen . . . . 397
Allgemeines Endresultat über das Wesen der Mosaikschalen . 397

---

## V. Abschnitt:

## Überblick über das Problem der Gerüstbildung in seiner Gesamtheit.

Einige Worte zur Wegweisung . . . . . . . . . . . 398
Vergleich der Gerüstbildung mit der menschlichen Baukunst; bei beiden sind 3 Etappen zu unterscheiden . . . . . . 398
1. Etappe der Gerüstbildung: Gewinnung und Zubereitung des Baumateriales . . . . . . . . . . . . . . . . . 399
2. Etappe der Gerüstbildung: Die Formung der Bausteine und der elementare Aufbau der Gerüste; die Gerüstbildungstypen 400
3. Etappe der Gerüstbildung: Die Bildung der Gesamtform der Gerüste . . . . . . . . . . . . . . . . . . 403
Forschungsmethode . . . . . . . . . . . . . . . 403
Oberflächenspannung und Schwerkraft als Hauptbildungsfaktoren 404
Der Begriff der Oberflächenspannung . . . . . . . . 404
Mechanische Theorie der Pseudopodienbildung, der Nahrungsaufnahme, des Aufspürens und Assimilierens von Nahrungskörpern . . . . . . . . . . . . . . . . . 406
Die promorphologischen Achsendifferenzierungen der Rhizopodenkörper und -schalen . . . . . . . . . . . . 406
Die homaxone Grundform . . . . . . . . . . . . 407
Achsendifferenzierungen von Stacheln und Schale . . . 408
Das MÜLLER'sche Gesetz . . . . . . . . . . . . . 411
Gestaltender Einfluß auf die Schwerkraft . . . . . . . 412
a) in der horizontalen Äquatorealebene (äquatoreales Stachelkreuz, Linsenrm) . . . . . . . . . . . . 412
b) in der Richtung der senkrechten Gravitationsachse (monaxon-heteropole Grundform, Pylombildung) . . 413
Zusammenfassung . . . . . . . . . . . . . . . 416
Gedanken über die Encystierungsvorgänge . . . . . . 416
Bildungsmechanik von Perlschnurformen . . . . . . . 417
Die eudipleure (bilateral-symmetrische) Grundform . . . . 421
Bau von Nassellarienschalen nach einem Blasenschema . . 422
Die Wachstumsmodi der Rhizopodenschalen . . . . . . . 423
Schalen ohne sekundäres Wachstum . . . . . . . . . 423
Schalen mit gleichmäßigem, kontinuierlichem Wachstum . . 423
Schalen mit ruckweisem, rhythmischem Wachstum . . . . . 424
Perforater und pylomatischer Formtypus, konzentrischer und terminaler Wachstumstypus; Parallelismus zwischen Form- und Wachstumstypen . . . . . . . . . . 424

Seite
Die perforat-konzentrische Bauart . . . . . . . . . 424
Die pylomatisch-terminale Bauart . . . . . . . . . 425
Die Phylogenie des Lituolidenstammes . . . . . . 427
Die Phylogenie des Cornuspiridenstammes . . . . 428
Die Schalenkammerung in ontogenetischer und phylogenetischer Beziehung . . . . . . . . . . . . 429
Die Bedeutung von Lagena . . . . . . . . . . . 430
Vergleich der Molluskenschalen mit den Thalamophorenschalen . . . . . . . . . . . . . . . . . 431
Die Integrationsvorgänge der Thalamophorenschalen . . . . 432
Formdegenerierende und -auflösende Faktoren . . . . . . 441
Extracorticale Inkrustation . . . . . . . . . . . . . 441
Vereinigung der Zellindividuen zu kolonialen Verbänden . . 441
Einfluß der seßhaften Lebensweise . . . . . . . . . . 442
Schlußwort. Die Architektonik der Spongien- und Echinodermenskelette . . . . . . . . . . . . . . . . . 444

---

# Tafelerklärung.

Die Figuren sind zum Teil Originale, zum größten Teil anderen Werken entnommene, nach Bedürfnis verkleinerte, teilweise vereinfachte und schematisierte Kopieen. Es ist dies in der Natur der Sache begründet für eine Arbeit, die wie die vorliegende keine neuen Spezialuntersuchungen, sondern eine theoretische Behandlung uud Verwertung des bisher zu Tage geförderten, besonders in den Monographieen niedergelegten empirischen Materiales bringen will. Doch kann ich die meisten der von anderen Autoren entlehnten Darstellungen auch infolge eigener Beobachtung bestätigen.

## Tafel XV.

### Figur 1—56. Der Gerüstbildungstypus der Cuticulaschale.

### Figur 1—41. Die Schale der Thalamophoren.

### Figur 1—10. Die primitive Chitinschale.

Fig. 1. Amoeba princeps, Ehrg. — Nach Auerbach, aus Bütschli, Protozoa (Bronn's Klassen und Ordnungen, Bd. I), II, 1 a.

Fig. 2. Schematische Darstellung der ersten Anlage der primären Stützmembran im Exoplasma, unter Zugrundelegung der vorhergehenden Figur. Die Stützmembran ist rot eingezeichnet.

Fig. 3. Schematische Darstellung des Baues eines primitiven chitinschaligen Rhizopoden. Die Schalenlamelle ist rot eingezeichnet.

Fig. 4. Amoeba limax, Duj. — Nach Auerbach, aus Bütschli, Protozoa, II, 2.

Fig. 5. Amoeba guttula, Duj. — Nach Auerbach, aus Bütschli, Protozoa, II, 3.

Fig. 6. Petalopus diffluens, Clp. u. Lchm. — Nach Claparède u. Lachmann, aus Bütschli, Protozoa, II, 13.

Fig. 7. Gromia oviformis, Duj. — Nach M. Schultze, aus Bütschli, Protozoa, IV, 6.

Fig. 8. Lieberkühnia (Gromia Cienk.) paludosa, Cienk. Zwei durch Querteilung entstandene, noch durch einen schlauchförmig ausgezogenen Verbindungsstiel ihrer dünnen Schale zusammenhängende Individuen, kurz vor ihrer Trennung. — Nach Cienkowsky, aus Bütschli, Protozoa, III, 16.

Fig. 9. Microgromia socialis, Arch.

Fig. 10. Individuum von Mikrogromia kurz nach der Querteilung des Protists in seiner Schale; der eine Sprößling ist in Auswanderung begriffen. — Nach Hertwig u. Lesser, aus Bütschli, Protozoa, III, 15 b u. c.

Figur 11—31. Die Kalkschalen.

Fig. 11—14. Schematische Darstellung des Baues und Wachstums einer kalkschaligen Thalamophore. Die Chitinmembran ist rot gezeichnet.

Fig. 15. Durch verdünnte Säure entkalkte Schale einer jungen Miliola obesa. — Nach M. Schultze, Organ. d. Polythal., II, 20.

Fig. 16. Rotalia veneta, M. Schultze. — Lebend. Die Kammern sind bis auf die jüngste rot. — Nach M. Schultze, Organ. d. Polythal., III, 1.

Fig. 17. Rosalina varians, M. Schultze. — Durch verdünnte Säure entkalkte Schale, die Kammern sind bis auf die jüngste rot. — Nach M. Schultze, Organ. d. Polythal., III, 11.

Fig. 18. Durch Säure entkalkte Polystomella strigillata; die Kammern bis auf die jüngste gefärbt. — Nach M. Schultze, Organ. d. Polythal., V, 13.

## Tafel XVI.

Fig. 19. Bau der Schalenwand einer perforaten Thalamophore (Carpenteria raphidodendron, Möb.) Die Chitinlamellen sind rot gezeichnet. — Unter Zugrundelegung von Möbius, Foraminiferen von Mauritius, VI, 4.

Fig. 20. Querschliff eines Stückes aus dem Kalkbau einer Carpenteria raphidodendron. Die Chitinlamellen sind rot gezeichnet. — Nach Möbius, Foram. v. Maur., VI, 2.

Fig. 21. Chitinöse Auskleidung eines Astes und der abgehenden Porenkanäle einer Carpenteria raphidodendron. — Nach Möbius, Foram. v. Maur., VI, 3.

Fig. 22. Prismenstruktur einer perforaten Thalamophorenschale (Operculina), a von der Seite, b von oben. — Nach Carpenter, aus Bütschli, Protozoa, X, 4 d u. e.

Fig. 23 a. Querschliff einer dickschaligen Tiefseeglobigerine.
„ 23 b. Stark vergrößertes Schalenfragment.
„ 23 c. Krystallinische Kalkkörper der exogenen Schalensubstanz. — Nach Wallich, aus Bütschli, Protozoa VII, 29 a—c.

Fig. 24. Lagena lagenoides, var. tenuistriata, Brady. — Nach Brady, Challenger-Report (Zoology, vol. IX, Foraminifera), LX, 11.

Fig. 25 a. Eine Partie der Schale einer Nodosaria intercellularis, Brady. — Nach Brady, Chall.-Rep. LXV, 3.

Fig. 25 b. Querschnitt durch die Schalenwand bei stärkerer Vergrößerung. — Nach Brady, Chall.-Rep., S. 516, Fig. 15 a.

Fig. 25 c. Längsschnitt durch die Schalenwand bei stärkerer Vergrößerung. — Nach Brady, Chall. Rep., S. 516, Fig. 15 b.

Fig. 26. Schalenbau einer Rotalia Defrancei, d'Orb. im Querschnitt. Kammersystem rot, Zwischenkanalsystem schwarz. — Nach Möbius, Foram. v. Maur., XIV, 7.

Fig. 27. Cristellaria matutina, d'Orb.
Fig. 28. Cristellaria lata, Corn.
} Nach Burbach u. Dreyer, Foram. d. mittl. Lias vom großen Seeberg bei Gotha. III. Die Gattung Cristellaria. — Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. LXI, Halle 1888; XI, 38 u. X, 10.

Fig. 29. Polystomella crispa, L., vordere Wand der jüngsten Kammer, a vor und b nach Anlage der Röhrchen, welche in die nächstfolgende Kammer führen. — Nach Verworn, Biolog. Protisten-Studien (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI, 1888), S. 463, Fig. i u. h.

Fig. 30. Ende eines Zweiges von Carpenteria raphidodendron, Möb. — Nach Möbius, Foram. v. Maur., VI, 5.

Fig. 31 a—d. Hervorwachsen eines Seitenzweiges aus der Wand eines Carpenteriastammes, schematisch dargestellt. Die Chitinlamellen sind rot gezeichnet.

Figur 32—41. Die Sandschalen.

Fig. 32. Teilstück einer Pelomyxa, welches sich mit Sandkörnern vollgefressen hat. — Nach Verworn, Psycho-physiolog. Protisten-Studien, IV, 13 a.

Fig. 33 a. Difflugia urceolata, Carter, mit halb abpräparierter Schale. Im Protoplasmakörper zahlreiche Kerne und gefressene Sandkörner.

Fig. 33 b. Difflugia im Beginn der Teilung und Schalenbildung. Die aus dem Pylom herausgetretene Protoplasmapartie hat bereits die Form des zu bildenden Tochterindividuums angenommen, die zum Bau der neuen Schale bestimmten, von dem Mutterorganismus seiner Zeit gefressenen Fremdkörper wandern soeben in den Tochterorganismus über.

Fig. 33 c. Die Fremdkörper haben sich an der Oberfläche des Tochterindividuums angelagert, die Bildung der neuen Schale ist vollendet. — Nach Verworn, Biolog. Protisten-Studien, Fig. 5, 3 u. 4.

Tafel XVII.

Fig. 34. Stück eines mit Essigsäure behandelten Stämmchens einer Haliphysema Tumanowiczii, Bowbk. Alle kalkigen Belegkörper

sind weggelöst, und auf der Chitinhaut kleben nur noch Kieselnadeln. Im Innern des Chitinschlauches sind Klumpen kontrahierten Protoplasmas mit Kernen sichtbar. — Nach Möbius, Foram. v. Maur., I, 5.

Fig. 35. Reophax scorpiurus, Montfort.

a. Individuum, welches auf sandigem Boden gelebt hat,

b. Solches von Globigerinenschlamm,

c. „ „ Spongiensediment,

d. „ „ Kalkdetritus von tropischen Korallenriffen. — Nach Brady, Chall.-Rep., XXX, 12, 13, 14, 16.

Fig. 36. Technitella legumen, Norman.

a. Das Gehäuse besteht aus Spongiennadeln,

b. die Schicht der Spongiennadeln ist außen mit einer Sandkruste überzogen. — Nach Brady, Chall.-Rep., XXV, 8 u. 11.

Fig. 37. Ammodiscus incertus, d'Orb. — Nach Brady, Chall.-Rep., XXXVIII, 3.

Fig. 38. Cyclammina cancellata, Brady. Im Durchschnitt. — Nach Brady, Chall.-Rep., XXXVII, 12.

Fig. 39. Hyperammina friabilis, Brady. Anfangsteil des Gehäuses, im Durchschnitt. — Nach Brady, Chall.-Rep., XXIII, 5.

Fig. 40. Ein Seiten-Längsschliff der Schale von Textilaria agglutinans, d'Orb. Kalk- und Sandbau kombiniert. Die Auskleidungen der Chitinlamelle sind rot gezeichnet.

Fig. 40 a. Ein Stück der Wand bei stärkerer Vergrößerung. — Nach Möbius, Foram., v. Maur., IX, 6 u. 8.

Fig. 41. Truncatulina lobatula, Walker et Jacob. Die festgewachsene Kalkschale ist von einem Sandhaufen inkrustiert. Der Sand ist oben wegpräpariert, um die Kalkschale sichtbar zu machen.

Fig. 41 a. Die Schale im natürlichen Zustande, vom Sand völlig bedeckt. — Nach Brady, Chall.-Rep., CXV, 5 u. 4.

### Figur 42—56. Die Centralkapsel der Radiolarien.

Fig. 42. Actissa princeps, Hkl. — Nach Haeckel, Challenger-Report (Zoology, vol. XVIII, Radiolaria), 1, 1.

Fig. 43. Collozoum amoeboides, Hkl. — Nach Haeckel, Chall.-Rep., 3, 4.

Fig. 44. Collozoum inerme, Hkl. Stück einer jungen Kolonie. — Nach Haeckel, Chall.-Rep., 3, 12.

### Tafel XVIII.

Fig. 45. Cladococcus abietinus, Hkl. Die Centralkapsel durchwächst die Kugelschale. — Nach Haeckel, Chall.-Rep., 27, 3.

Fig. 46. Actinomma asteracanthion. Der Kern hat die erste, die Centralkapsel die beiden ersten Schalen überwachsen. — Nach Hertwig, Organismus der Radiolarien, IV, 4.

Fig. 47. Ein Stück der Centralkapsel von Thalassicolla melacapsa, Hkl. — Nach Haeckel, Chall.-Rep., 1, 5 b.

Fig. 48. Centralkapsel einer Acantharie (Phatnaspis haliommidium, Hkl.) — Nach Haeckel, Chall.-Rep., 136, 7.

Fig. 49. Centralkapsel einer Nassellarie (Tridictyopus elegans). — Nach Hertwig, Organ. d. Rad., VII, 2 b.

Fig. 50. Tetraspyris tetracorethra, HKL. Die Centralkapsel ist in 4 großen Bruchsäcken zu dem Gitterköpfchen herausgewachsen. — Nach HAECKEL, Chall.-Rep., 53, 19.

Fig. 51. Centralkapsel einer Phäodarie (Auloceros elegans, HKL.). — Nach HAECKEL, Chall.-Rep., 102, 1.

Fig. 52. Centralkapsel einer Phäodarie, bei welcher sich die innere Kapselmembran von der äußeren (durch Osmiumkarminbehandlung und Schütteln) abgehoben hat. — Nach HERTWIG, Organ. d. Rad., X, 1.

Fig. 53. Orale Partie der Centralkapsel einer Aulacantha scolymantha im lebenden Zustande. — Nach HERTWIG, Organ. d. Rad., X, 10.

Fig. 54. Orale Partie der Centralkapsel von Haeckeliana porcellana, JOHN MURRAY, von oben gesehen. — Nach HAECKEL, Chall.-Rep., 114, 13.

Fig. 55. Eine Nebenöffnung der Phäodariencentralkapsel. — Nach HERTWIG, Organ. d. Rad., X, 6.

Fig. 56. Eine in Teilung begriffene Centralkapsel von Aulosphaera elegantissima. Die beiden Kapselmembranen durch Osmiumkarminbehandlung voneinander abgehoben. — Nach HERTWIG, Organ. d. Rad., X, 2.

**Figur 57—67. Der Gerüstbildungstypus der Achsengerüste.**

Fig. 57 a—g. Reizerscheinungsreihe eines Pseudopodiums einer Difflugia. Während der Retraktion findet eine Differenzierung von ausgepreßter Außenmasse und einem Achsenstrang statt. — Nach VERWORN, Psycho-physiol. Prot.-Stud., III, 10 a—g.

Fig. 58. Ein Ausschnitt aus dem Körper eines Actinosphaerium Eichhorni im optischen Durchschnitt. — Nach HERTWIG u. LESSER, aus BÜTSCHLI, Protozoa, XV, 1 b.

Tafel XIX.

Fig. 59. Actinophrys sol im optischen Durchschnitt. — Nach GRENACHER, aus BÜTSCHLI, Protozoa, XIV, 7 a.

Fig. 60. Acanthometra elastica im lebenden Zustand. — Nach HERTWIG, Organ. d. Rad., I, 2.

Fig. 61. Ein Sektor aus dem Körper einer Acanthometra elastica im optischen Durchschnitt. Die Muskelfibrillen des einen Stachels ausgestreckt, die anderen nach krampfhafter Kontraktion von ihrem punctum fixum abgerissen. — Nach HERTWIG, Organ. d. Rad., I, 2 a.

Fig. 62. Xiphacantha serrata als Typus des Körperbaues einer Acanthometre. Die obere Partie der Figur giebt das Bild des Oberflächenanblicks wieder: das System der von den Stachelscheiden herablaufenden Stützfäden, das oberflächliche polygonale Sarkodenetz und die zwischen den Stacheln angeordneten Pseudopodien; die untere Partie zeigt das Bild des optischen Durchschnitts: die im Calymma zwischen Centralkapsel und äußerer Oberfläche ausgespannte Sarkode. Die Muskelfibrillen der Stacheln sind teils ausgestreckt, teils kontrahiert. — Nach HERTWIG, Organ. d. Rad., II, 4.

Fig. 63. Ein isolierter Stachel von *Acanthometra cuspidata*. Hkl. | Nach Haeckel, aus Bütschli,
Fig. 64. Ein isolierter Stachel von *Lithacantha serrata*. Hkl. | Protozoa, XXVII, 6 u. 9.

Fig. 65. Centrale Partie zweier Stacheln aus dem Gerüst einer *Dorataspis* [illegible]. Hkl. — Nach Haeckel, Chall.-Rep., [illegible].

Fig. 66. Das Gerüst von *Pantopelta* [illegible] Hkl. im Durchschnitt. — Nach Haeckel, Chall.-Rep., [illegible].

Fig. 67. Ein Stachel aus dem Gerüst einer [illegible]. Hkl. — Nach Haeckel, Chall.-Rep., [illegible].

## Tafel XX.

### Figur 68—126. Der Vierstrahlertypus.

### Figur 68—147. Morphologie des Vierstrahlergerüstes.

Figur 68—85. Die Gerüstbildung der Spongien.

Figur 68—74 Kalkspicula. Figur [illegible]—81 Kieselspicula.

Figur 82 u. 83 Hornspicula.

Fig. 68. Vierstrahliges Spiculum von *Leucaltis* [illegible], Hkl. — Nach Haeckel, aus Vosmaer, Spongien, Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. [illegible], XII, [illegible].

Fig. 69. Spiculum von *Ascaltis* [illegible] Hkl. — Nach Haeckel, aus Vosmaer, Spongien, XI, [illegible].

Fig. 70. Spiculum von *Ascortis* [illegible]. Hkl. — Nach Haeckel, aus Vosmaer, Spongien, XI, [illegible].

Fig. 71. Spiculum von *Sycaltis* [illegible]. Hkl. — Nach Haeckel, aus Vosmaer, Spongien, XI, [illegible].

Fig. 72. Spiculum von *Ascetta* [illegible] Hkl. — Nach Haeckel, aus Vosmaer, Spongien, XI, [illegible].

Fig. 73. Spiculum von *Ascetta* [illegible] Hkl. — Nach Haeckel, aus Vosmaer, Spongien, XII, [illegible].

Fig. 74. Spiculum von *Leucetta* [illegible] Hkl. — Nach Haeckel, aus Vosmaer, Spongien, XII, [illegible].

Fig. 75. Spiculum von *Stelletta* [illegible] O. S. — Nach O. Schmidt, aus Vosmaer, Spongien, XIX, [illegible].

Fig. 76. Spiculum von [illegible] Flat. — Nach Schulze-Bank, aus Vosmaer, Spongien, XIX, [illegible].

Fig. 77. Spiculum von [illegible] Bowk. — Nach Vosmaer, aus Vosmaer, Spongien, XIX, [illegible].

Fig. 78. Spiculum von [illegible] Bowk. — Nach Schulze-Bank, aus Vosmaer, Spongien, XIX, [illegible].

Fig. 79. Spiculum von [illegible] Bow. — Aus Vosmaer, Spongien, XIX, [illegible].

Fig. 80. Spiculum von [illegible] — Aus Vosmaer, Spongien, XIX, [illegible].

Fig. 81. Spiculum von [illegible] — Nach Schulze, aus Vosmaer, Spongien, XIX, [illegible].

Fig. 82. Hornspiculum von *Darwinella* [illegible]. Fritz Müller. —
Fig. 83. [illegible] — Nach Müller, aus Vosmaer, Spongien, XIV, [illegible].

Fig. 84. Gerüstpartie aus einer Pachychalina caulifera, Vosm. — Nach Vosmaer, aus Vosmaer, Spongien, XX, 1.

Fig. 85. Gerüstpartie aus einer Eurete simplicissima Semper. — Nach Marshall, aus Vosmaer, Spongien, XVIII, 3.

Figur 86—92. Die Gerüstbildung der Echinodermen.

Alle Figuren nach Semon, Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeers, in Mitteilg. aus d. zool. Stat. zu Neapel, VII. Bd., 2. Heft, Taf. 9 u. 10.

Fig. 86. Erste Entwickelung eines Skelettelementes (bei einer Seeigellarve). a Urbildungszelle eines Spiculum mit erster Kalkkonkretion, b u. c die Konkretion wächst zu einem Tetraeder heran, d das Tetraeder, zum Dreistrahler auswachsend, ist aus seiner Bildungszelle herausgetreten und liegt nun zwischen den benachbarten Mesenchymzellen, e das fertig ausgebildete dreistrahlige Spiculum, c′ Stadium von c bei stärkerer Vergrößerung, zeigt deutlich ein Tetraeder mit eingebauchten Flächen, d′ Stadium von d bei stärkerer Vergrößerung, Auswachsen des Tetraeders zum Dreistrahler.

Fig. 87. Anlage der Stacheln der Ophiuride des Pluteus paradoxus. Bei *c* ist der Stachelaufsatz weggelassen.

Fig. 88. Basales Rädchen des Stachels von Asterina gibbosa. Stachelaufsatz weggelassen.

Fig. 89. Basales Rädchen des Stachels von Arbacia pustulosa. Stachelaufsatz weggelassen.

Fig. 90. Rädchen von Chirodota venusta.

Fig. 91. Rädchen der Auricularia von Synapta digitata.

Fig. 92. Entwickelung von Anker und Platte bei Synapta inhaerens.

Figur 93—147. Die Gerüstbildung der Polycystinen.

Fig. 93. Individuum von Sphaerozoum geminatum, Hkl. — Nach Haeckel, Challenger-Report, 4, 4.

Fig. 94. Sektor aus dem Körper eines Lampoxanthium pandora, Hkl. — Chall.-Rep., 2, 1.

Fig. 95. Sektor aus dem Körper eines Thalassoxanthium cervicorne, Hkl.; *a* ein einzelnes Spiculum. — Chall.-Rep. 2, 3 u. 4.

Fig. 96. Spicula aus einer Kolonie von Sphaerozoum acuferum. In der Kolonie befindet sich ein besonders großer Vierstrahler. — Nach Brandt, Sphärozoeen des Golfes von Neapel, 7, 2.

Fig. 97. Spicula aus einer anderen Kolonie von Sphaerozoum acuferum. In derselben finden sich ganz vereinzelt große bedornte Vierstrahler. — Nach Brandt, Sphärozoeen, 7, 8.

Tafel XXI.

Fig. 98. Ein Spiculum von Thalassosphaera bifurca, Hkl. — Nach Haeckel, aus Bütschli, Protozoa, XVIII, 4.

Fig. 99. Plagoniscus tripodiscus, Hkl. — Chall.-Rep., 91, 4.

Fig. 100. Triplagia pimordialis, Hkl. — „ „ 91, 2.

Fig. 101. Plagonium sphaerozoum, Hkl. — „ „ 91, 6.

Fig. 102. Astrosphaera stellata, Hkl. — Chall.-Rep., 19, 5.
Fig. 103. Hexalonche octocolpa, Hkl. — „ „ 22, 6.
Fig. 104. Stylostaurus caudatus, Hkl. — „ „ 13, 7.
Fig. 105. Cenosphaera coronata, Hkl. — „ „ 26, 11.
Fig. 106. Solenosphaera ascensionis, Hkl. — „ „ 7, 9.
Fig. 107. Staurocaryum arborescens, Hkl. — „ „ 15, 8.
Fig. 108. Hexacontium axotrias, Hkl. — „ „ 24, 3.
Fig. 109. Cromyomma circumtextum, Hkl. — „ „ 30, 4.
Fig. 110. Triplecta triactis, Hkl. — „ „ 91, 7.
Fig. 111. Oraler Pol (Porochora) der Centralkapsel von Cystidium inerme, Hertw. — Nach Hertwig, Organ. d. Rad., VII, 1 b.
Fig. 112. Plagiocarpa procortina, Hkl. — Chall.-Rep., 91, 5.
Fig. 113. Cortina typus, Hkl. — „ „ 97, 1.
Fig. 114. Cortiniscus tripodiscus, Hkl. — „ „ 92, 11.
Fig. 115. Podocoronis cortiniscus, Hkl. — „ „ 97, 2.
Fig. 116. Cortiniscus typicus, Hkl. — „ „ 92, 12.
Fig. 117. Cortina tripus, Hkl. — „ „ 83, 9.
Fig. 118. Archicircus primordialis, Hkl. — „ „ 81, 1.
Fig. 119. Cortiniscus dipylaris, Hkl. — „ „ 92, 13.
Fig. 120. Dendrocircus stalactites, Hkl. — „ „ 81, 14.
Fig. 121. Lithocircus crambessa, Hkl. — „ „ 81, 6.

## Tafel XXII.

Fig. 122. Cortina cervina, Hkl. — Chall.-Rep., 92, 21.
Fig. 123. Dendrocircus arborescens, Hkl. — Chall.-Rep., 81, 10.
Fig. 124. Lithocircus tarandus, Hkl. — „ „ 92, 19.
Fig. 125. Toxarium thorax, Hkl. — „ „ 93, 18.
Fig. 126. Perispyris lentellipsis, Hkl. — „ „ 88, 12.
Fig. 127. Sphaerospyris globosa, Hkl. — „ „ 83, 4.
Fig. 128. Trissocyclus sphaeridium, Hkl. — „ „ 93, 12.
Fig. 129. Sethophormis rotula, Hkl. — „ „ 57, 9.
Fig. 130. Peridium spinipes, Hkl. — „ „ 53, 9.
Fig. 131. Tripocyrtis plagoniscus, Hkl. — „ „ 60, 10.
Fig. 132. Androspyris anthropiscus, Hkl. — „ „ 83, 8.
Fig. 133. Lamprospyris Darwinii, Hkl. — „ „ 89, 13.
Fig. 134. Tripospyris cortiniscus, Hkl. — „ „ 84, 6.
Fig. 135. Acrospyris clathrocanium, Hkl. — „ „ 95, 17.
Fig. 136. Dictyophimus Hertwigii, Hkl. — „ „ 60, 3.
Fig. 137. Podocyrtis cristata, Hkl. — „ „ 72, 7.
Fig. 138. Stichophormis cornutella, Hkl. — „ „ 75, 9.
Fig. 139. Theoconus Jovis, Hkl. — „ „ 69, 4.

## Tafel XXIII.

Fig. 140. Theopera cortina, Hkl. — Chall.-Rep., 67, 8,
Fig. 141 a. Tripilidium costatum, Hkl. — Chall.-Rep., 98, 8.
Fig. 141 b. Schale und Weichkörper derselben Form im optischen Querschnitt. — Chall.-Rep., 98, 8 a.
Fig. 141 c. Dreistrahlerseptum zwischen dem Rudiment des Köpfchens und dem Hauptschalenraum. — Chall.-Rep., 98, 8 b.

Fig. 142. Archicorys ovata, HKL. — Chall.-Rep., 51, 10.
Fig. 143. Archiscenium quadrispinum, HKL. — Chall.-Rep., 53, 11.
Fig. 144. Sethopilium orthopus, HKL., Basalansicht. — Chall.-Rep., 97, 8.
Fig. 145. Basalansicht von Tetraspyris stephanium, HKL. — Chall.-Rep., 95, 6.
Fig. 146. Clathrocyclas Europae, HKL., Apikalansicht der Schale nach Entfernung des Köpfchens. — Chall.-Rep., 59, 11.
Fig. 147 a. Calpophaena hexarrhabda, HKL. — Chall.-Rep., 53, 17.
Fig. 147 b. Basalverschluß derselben Form. — „ „ 53, 18.

Figur 148—228. Ätiologie des Vierstrahlertypus.

Fig. 148 a u. b. Schematische Darstellung der zweckmäßigen Einlagerungsweise der dreistrahligen Spicula zwischen den Poren in der Körperwand der Kalkschwämme nach F. E. SCHULZE, „Zur Stammesgeschichte der Hexactinelliden“ (Abhandlungen der Berliner Akademie, 1887), S. 31, Fig. 1 u. 2.

Tafel XXIV.

Fig. 149—157. Eine Reihe von verschiedenartigen Komplexen von Seifenblasen, nach der Natur entworfen. Dieselben sitzen der Oberfläche der Seifenlösung auf mit Ausnahme von Figur 150, welche einen Komplex von drei gleich großen Blasen frei in der Luft schwebend darstellt. In die Kanten der Blasengerüste sind verschiedene Spiculumformen rot eingezeichnet.

Fig. 158. Modus der Verteilung und Anlagerung überschüssigen Wandmateriales in den Zwischenwänden, demonstriert an einem Figur 150 entsprechenden Vierblasenkomplex. Aus dem gegenseitigen Abrundungsbestreben der aneinander grenzenden Blasen ergiebt sich eine Begünstigung in erster Linie der Ecken, in zweiter Linie der Kanten der Blasenräume durch die Materialanlagerung. Es entsteht hierdurch bei Zunahme des Wandmateriales um den Radiationspunkt des durch die Kanten gebildeten Vierstrahlers ein Tetraeder mit eingebauchten Flächen, der bei eventuellem weiteren Materialzufluß zu einem Vierstrahler mit dreikantigen Armen auswächst.

Fig. 159. Darstellung der Bildungsmechanik verschiedener Gerüstformen in einer oberflächlichen Blasen- resp. Vakuolenschicht.

a. Bildung eines der Schale von Hexacromyum elegans (Fig. 205) entsprechenden Gerüstwerkes,
b. Ankerbildung,
c. Tetraederbildung,
d. polygonales Maschenwerk ohne und
e. mit Radialstacheln
f. ausgerundete polygonale Maschen ohne und
g. mit Radialstacheln,

Fig. 160. Schaum einer in einer Flasche geschüttelten dunkel gefärbten Flüssigkeit. Die das Blasengerüst bildende Flüssigkeit ist so reichlich, daß sich die Blasen gegenseitig abrunden können.

Fig. 161. Komplex von vier großen und einer in der Mitte eingeschlossenen kleinen Blase, dessen Zwischenwandsystem den Bauplan von auf den beiden folgenden Figuren dargestellten Radiolarienschalen vorschreibt. Das Zwischenwandsystem ist rot ausgeführt.

Fig. 162. Callimitra Agnesae, Hkl. — Chall.-Rep., 63, 5.

Fig. 163. Archiscenium cyclopterum, Hkl. — Chall.-Rep., 98, 3.

Fig. 164 a—e. Pollentetraden aus ein und derselben Anthere von Neottia nidus avis. — Nach Göbel, Zur Embryologie der Archegoniaten (Arbeiten des Würzburger botan. Institutes, Bd. II, S. 441, Fig. 1 a, b, c, d, f).

Fig. 165. Embryo von Nicotiana. — Nach Hanstein, aus Sachs, Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen (Arbeiten des Würzburger botan. Institutes, Bd. II, S. 73, Fig. 6 D).

Fig. 166. Markzellengewebe aus dem Zweige eines Laubholzes. — Nach v. Kerner, Pflanzenleben, S. 437, Fig. 13.

Fig. 167. Scheitel eines Embryo von Archidium phascoides. — Nach Kienitz-Gerloff, aus Berthold, Protoplasmamechanik, V, 14 b.

## Tafel XXV.

Fig. 168 a. Interfascikulares Zellgewebe aus dem hypocotylen Gliede einer Keimpflanze von Ricinus communis vor der Keimung,

b. nach der Keimung.

c. Interfascikulares Gewebe aus einem Internodium von Clematis montana. Nach Detlefsen, Über Dickenwachstum cylindrischer Organe (Arbeiten des Würzburger botan. Institutes, Bd. II, Taf. II, Fig. 1, 2, 4).

Fig. 169 a—c. Zellkammern. In den Zwischenwänden der Kammerräume bei Figur a und b Intercellulargänge, bei Figur c Intercellularsubstanz. — Nach v. Kerner, Pflanzenleben, S. 25, Fig. 1—3.

Fig. 170. Epithelgewebe. Epidermis eines zweimonatlichen menschlichen Embryo. — Nach Kölliker, Gewebelehre, S. 88, Fig. 48.

Fig. 171. Chordagewebe von Myxine glutinosa, Querschnitt. —

Fig. 172. Fettgewebe. — Nach Claus, Lehrb. d. Zoolog., S. 30, Fig. 33.

Fig. 173. Knorpelknochen. — Nach Claus, Lehrb. d. Zoolog., S. 31, Fig. 35 a.

Fig. 174 a. Jüngeres,

b. älteres blasiges Bindegewebe eines Plathelminthen. — Nach Lang, Vergl. Anatomie, S. 41, Fig. 37 A u. B.

Fig. 175 a—c. Blasenzellen einer Spongie (Polymastia hemisphaerica).

Fig. 175 d. „Sternförmige Bindegewebszellen mit Ausläufern" von einer Spongie (Velinea gracilis). — Nach Vosmaer, aus Vosmaer, Spongien, XXII, 4 c, b, a u. 3.

Fig. 176. Gallertgewebe von Rhizostoma. — Aus Claus, Lehrb. d. Zoolog., S. 29, Fig. 30.

Fig. 177. Querschnitt durch eine Körperpartie einer Spongie (Dendrilla aerophoba). — Nach v. Lendenfeld, aus Vosmaer, Spon-

Fig. 178. Partie aus dem Skelett eines Seeigels, als Beispiel für die spongiös netzförmige Struktur der Echinodermenskelette. — Aus Hatschek, Lehrb. d. Zoolog., S. 142, Fig. 151 D.

Fig. 179 a. Schema eines lebenden farblosen Blutkörpers.
b. Schema eines von Vakuolen durchsetzten Blutkörpers.
} Nach Heitzmann, Mikroskopische Morphologie, S. 27, Fig. 2 u. 3.

Fig. 180. Collozoum inerme. Kolonie mit drei Centralkapseln. — Nach R. Hertwig, Org. d. Rad., III, 12.

Fig. 181. Kolonie von Myxosphaera coerulea. — Nach Brandt, Koloniebildende Radiolarien des Golfes von Neapel, I, 8.

Fig. 182. Plasmapartie aus dem Körper eines Acanthochiasma rubescens (mit einem das Plasma durchsetzenden Acanthinstachel). — Nach Brandt, Koloniebildende Radiolarien des Golfes von Neapel, III, 2.

Fig. 183. Ophidomonas jenensis, Ehb.
Fig. 184. Chromatium Okenii, Ehb. sp.
} Nach Bütschli, Bau der Bakterien, Fig. 2 a u. 1 b.

Fig. 185. „Reticulum plasmatique" des Kernes der Hodenzelle der Assel. — Nach Carnoy, Biologie cellulaire, S. 244, Fig. 108.

Fig. 186. Drei Individuen aus einer Kolonie von Sphaerozoum punctatum. „Les épines se forment par le dépôt de la silice dans les bras pseudopodiques dont elles conservent la forme"[1]. — Nach Carnoy, Biologie cellulaire, S. 269, Fig. 141.

## Tafel XXVI.

Fig. 187. Partie aus der Schale von Gazelletta dendronema, Hkl. (Phäodarie, Medusettide). — Chall.-Rep., 120, 16.

Fig. 188. Kieselgewebe des Skelettes von Myelastrum dodecaceros, Hkl. (diskoide Spumellarie). — Chall.-Rep., 47, 11 a.

Fig. 189. Ein Stück der inneren Schale von Coeloplegma murrayanum, Hkl. (Phäodarie, Cölographide). — Chall.-Rep., 127, 8.

Fig. 190. Ein Teil des ganzen Skeletts derselben Form. — Chall.-Rep., 127, 2.

Fig. 191. Ein Stück der Schale von Castanidium Moseleyi, Hkl. (Phäodarie, Castanellide). — Chall.-Rep., 113, 2.

Fig. 192. Ein Stück der Schale von Castanella Wyvillei, Hkl. (Phäodarie, Castanellide). — Chall.-Rep., 113, 6.

Fig. 193. Ein Stück der Schale von Aulonia hexagonia, Hkl. (Phäodarie, Aulosphäride). — Chall.-Rep., 111, 1.

Fig. 194. Ein Stück der Schale von Aulastrum triceros, Hkl. (Phäodarie, Aulosphäride). — Chall.-Rep., 111, 3.

Fig. 195. Schalenbau von Ellipsoxiphus atractus, Hkl. (sphäroide Spumellarie)[2]. — Chall.-Rep., 14, 1.

---

1) Von mir durch gesperrten Druck hervorgehoben. In Bezug auf „bras pseudopodiques" gilt das auf S. 362—364 gesagte.

2) Haeckel stellt diese Form zu seinen Prunoideen, wir bezeichnen sie als sphäroide Spumellarie; in demselben Gegensatz zu

Fig. 196. Schalenbau von Tripterocalpis ogmoptera, Hkl. (cyrtoide Nassellarie). — Chall.-Rep., 51, 4.

Fig. 197. Schalenbau von Xiphostylus edolius, Hkl. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 13, 5.

Fig. 198. Schalenbau von Lithapium monocyrtis, Hkl. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 14, 10.

Fig. 199. Schalenbau von Haliomma lirianthus, Hkl. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 28, 1 b. — In eine Pore sind die Zwischenwände der ihrer Bildung zu Grunde liegenden Blasengruppe punktiert eingetragen.

Fig. 200. Schalenbau von Druppatractus ostracion, Hkl. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 16, 8.

Fig. 201. Schalenbau von Clathrocyclas Latonae, Hkl. (cyrtoide Nassellarie). — Chall.-Rep., 59, 7.

Fig. 202. Schalenbau von Archipera cortiniscus, Hkl. (cyrtoide Nassellarie). — Chall.-Rep., 98, 5.

Fig. 203. Gitterplatte eines Stachels von Icosaspis elegans, Hkl. (Acantharie). — Chall.-Rep., 134, 9.

Fig. 204. Gerüst von Cannosphaera antarctica, Hkl. (Phäodarie, Cannosphäride). — Chall.-Rep., 112, 1.

Fig. 205. Schale von Hexacromyum elegans, Hkl. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 24, 9.

Fig. 206. Schale von Haliomma circumtextum, Hkl. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 28, 7.

Fig. 207. Distales Ende eines Radialstachels von Aulographis triglochin Hkl. (Phäodarie, Aulacanthide). — Chall.-Rep., 103, 17.

Fig. 208. Distales Ende eines Radialstaches von Aulographis bovicornis, Hkl. (Phäodarie, Aulacanthide). — Chall.-Rep., 103, 14.

---

Haeckel befinden wir uns an verschiedenen anderen Stellen (z. B. bei Fig. 197, 198, 200). Diese und ähnliche Formen schließen sich zu unmittelbar an Formen mit kugelrunder Schale an, und die Längsstreckung der Schale steht bei ihnen als sekundäre Modifikation in zu augenscheinlicher Beziehung zu den polaren Stachelanhängen, als daß man diese Formen ohne großen Zwang von den rein kugeligen trennen könnte, eine Unterscheidung, welche nur bei Formen mit stärker ausgeprägtem monaxonen Baue angebracht erscheint. Außerdem brauchen wir statt der Substantivbezeichnungen vieler von Haeckel aufgestellten Unterabteilungen, besonders der der Spumellarien und Nassellarien, wie Beloideen, Sphäroideen, Discoideen, Prunoideen, Stephoideen, Cyrtoideen etc., einfach der betreffenden Hauptabteilung beigefügte Adjektiva, wie beloid, sphäroid, diskoid, prunoid, stephoid, cyrtoid etc. Die Gründe, welche uns zu diesem unseren Verhalten veranlassen, besonders auseinanderzusetzen, sehen wir uns an diesem Orte nicht veranlaßt; sie ergeben sich übrigens zum Teil schon von selbst aus unserer Gerüstbildungsmechanik, mit der sich eine hohe Wertschätzung der morphologischen Befunde an den Skeletten für eine strenge, formal-systematische Einteilung nicht verträgt.

Fig. 209. Skelett von Dictyocha stapedia, Hkl. (Mastigophore, nach A. Borgert). — Chall.-Rep., 101, 11.

Fig. 210. Ein Anker von dem Skelett von Coeloplegma Murrayanum, Hkl. (Phäodarie, Cölographide). — Chall.-Rep., 127, 11.

Fig. 211. Ein Stück der Schalenoberfläche von Octodendron spathillatum, Hkl. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 18, 2.

Fig. 212. Ein Stück der Schalenoberfläche von Coelodrymus ancoratus, Hkl. (Phäodarie, Cölodendride). — Chall.-Rep., 121, 10.

Fig. 213. Ein Tangentialstachel von Cannorrhaphis spathillata, Hkl. (Phäodarie, Cannorrhaphide). — Chall.-Rep., 101, 5.

Fig. 214. Schale von Ceriaspis inermis, Hkl. (Acantharie). — Chall.-Rep., 138, 5.

Fig. 215. Schalenbau von Globigerina bulloides, d'Orb. (Thalamophore). — Nach Brady, Chall.-Rep., 77.

Fig. 216. Schalenbau von Haeckeliana goetheana, Hkl. (Phäodarie, Circoporide). — Chall.-Rep., 114, 3.

Fig. 217. Circospathis furcata, Hkl. (Phäodarie, Circoporide). — Chall.-Rep., 115, 4.

Fig. 218. Schalenbau derselben Form bei stärkerer Vergrößerung. — Chall.-Rep. 115, 6.

Fig. 219. Distales Ende eines Radialstachels von Cromyatractus cepicius, Hkl. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 15, 3.

Fig. 220. Distales Ende eines Radialstachels von Oroscena Cuvieri, Hkl. (Phäodarie, Orosphäride). — Chall.-Rep., 107, 6.

Fig. 221. Stück eines Gerüstbalkens von Orona crassissima, Hkl. (Phäodarie, Orosphäride). — Chall.-Rep., 107, 7.

Fig. 222. Schale von Entosolenia aspera, Reuss. (Thalamophore).

Fig. 222 a. Einige Tetraoder der Schale bei stärkerer Vergrößerung. — Nach Möbius, Foraminifera von Mauritius, VIII, 11 und 12.

Fig. 223 a. Stück der Schale einer Challengeride (Phäodarie). — Chall.-Rep., 99, 2.

Fig. 223 b. Schalenbau einer Challengeride bei stärkerer Vergrößerung im optischen Flächenschnitt. — Chall.-Rep., 99, 14 a.

Fig. 223 c. Schalenbau einer Challengeride bei stärkerer Vergrößerung im optischen Querschnitt. — Chall.-Rep., 99, 4 a.

## Tafel XXVII.

Fig. 224. Orale Partie der Schale von Cycladophora pantheon, Hkl. (cyrtoide Nassellarie). — Chall.-Rep., 68, 3.

Fig. 225. Bau der Schale von Astrocyclia solaster, Hkl. (diskoide Spumellarie). — Chall.-Rep., 36, 7.

Fig. 226. Gerüstbau von Drymosphaera dendrophora, Hkl. (sphäroide Spumellarie). — Chall.-Rep., 20, 1.

Fig. 227. Teil der Schale von Heliodrymus viminalis, Hkl. (diskoide Spumellarie). — Chall.-Rep., 35, 5.

Fig. 228. Orale Partie des Skeletts von Lithocircus magnificus, Hkl. (stephoide Nassellarie). — Chall.-Rep., 81, 16.

**Figur 229—243. Die Mosaikschalen.**

Fig. 229. Quadrula symmetrica, Wallich sp. — Nach F. E. Schulze, aus Bütschli, Protozoa, II, 12.

Fig. 230. Schalenbau der Euglypha alveolata nach Schewiakoff, aus Gruber, Über den Wert der Spezialisierung für die Erforschung und Auffassung der Natur. Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B., IV. Bd., 4. Heft, 1889, Fig. 1—3.

a. Euglypha alveolata im ausgebildeten Zustand. In der aus einem Mosaik aneinandergefügter Plättchen bestehenden ovalen Schale befindet sich der Weichkörper des Rhizopoden. Derselbe zeigt in seiner vorderen, oralen Partie deutlich alveolären, schaumigen Bau; im Grunde der Schale liegt der große Zellkern umlagert von den Reserveplättchen.

b. Ein Individuum im Anfangsstadium der Teilung. Ein Teil des Sarkodekörpers quillt aus der Mundungsöffnung der Schale hervor, gefolgt von den Reserveschalenplättchen, die sich an der Oberfläche gleichmäßig verteilen.

c. Ein Individuum kurz vor der Teilung. Der hervorgequollene Protoplasmakörper hat gleiche Gestalt und Größe wie der Mutterprotoplasmakörper angenommen, und die Reserveplättchen haben sich um ihn zu einer neuen Schale zusammengefügt. An der Vollendung des Teilungsprozesses fehlt nur noch die Ausgleichung der Protoplasmakörper beider Individuen und die Teilung des Kernes, welche bereits eingeleitet ist; die Kernspindel ist gebildet.

Fig. 231. Lecquereusia (Difflugia) spiralis, Lecl. — Nach Wallich, aus Bütschli, Protozoa, III, 9.

Fig. 232. Carterina spiculotesta, Carter sp. — Nach Brady, Chall.-Rep., 41, 7 a.

Fig. 232 a. Bau der Schale bei stärkerer Vergrößerung. — Nach Brady, Chall.-Rep., 41, 8.

Fig. 233. Pinacocystis rubicunda, H. u. L. — Nach Hertwig und Lesser, aus Bütschli, Protozoa, XVI, 4.

Fig. 234. Pinaciophora fluviatilis, Greeff.

a. Die Kieselplättchen in ihrer natürlichen Zusammenlagerung am Rande der Schale.

b. Oberflächenansicht einiger Plättchen in ihrer natürlichen Zusammenlagerung.

c. Isolierte Plättchen in verschiedenen Ansichten.

Nach Greeff, aus Bütschli, Protozoa, XVI, 5 a—c.

Fig. 235. Schale von Sphaerocapsa cruciata, Hkl. — Chall.-Rep., 135, 6.

Fig. 236. Schale von [illegible], Hkl. — Chall.-Rep., 133, 11.

Fig. 237. Ein Stück der Schale derselben Form bei stärkerer Vergrößerung. — Chall.-Rep., 133, 11 a.

Fig. 238. Ein Stück der Schalenoberfläche von Sphaerocapsa quadrata, Hkl. — Chall.-Rep., 1[illegible].

239. Ein Stück der Schale von Sphaerocapsa pavimentata, einem hindurchtretenden Radialstachel. — Chall.-Rep., 10.

Fig. 240. Lagena seminuda, Brady. — Brady, Chall.-Rep., 58, 34 a.

Fig. 241. Lagena squamoso-marginata, Parker und Jones. — Chall.-Rep., 60, 24.

Fig. 242. Lagena hexagona, Williamson. — Chall.-Rep., 58, 32.

Fig. 243 a. Randpartie des Sarkodekörpers einer Pelomyxa palustris, Greeff, zahlreiche Stäbchen enthaltend.

Fig. 243 b. Ein von Stäbchen umhüllter Glanzkörper der Pelomyxa. — Nach Greeff, aus Bütschli, Protozoa, II, 6 g u. b.

## Tafel XXVIII.

**Figur 244—281. Die äufsere Formgestaltung der Rhizopodenschalen.**

Fig. 244. Saccammina socialis, Brady. — Brady, Chall.-Rep., 18, 19.

Fig. 245. Lagena longispina, Brady. — Brady, Chall.-Rep., 56, 36.

Fig. 246. Tuscarora Wyvillei, Hkl. — Haeckel, Chall.-Rep., 100, 3.

Fig. 247. Chitonastrum lyra, Hkl. — Haeckel, Chall.-Rep., 43, 15.

Fig. 248 a u. b. Zerfall eines Flüssigkeitscylinders in Tropfen. — Nach Plateau, Statique des liquides, tome II, pag. 209.

Fig. 249. Stück eines Wurzelhaares von Trianea bogotensis in stark verdünntem Glycerin. Der von der Membran abgehobene Plasmakörper segmentiert sich. — Nach Berthold, Protoplasmamechanik, Taf. I, Fig. 11.

Fig. 250. Vegetative Kolonie eines Collozoum inerme. — Nach K. Brandt, Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel, Taf. I, Fig. 11.

Fig. 251. Astrorhiza limicola, Sandahl. — Brady, Chall.-Rep., 19, 1.

Fig. 252. Rhabdammina abyssorum, M. Sars. — Brady, Chall.-Rep., 21, 6.

Fig. 253. Ein Individuum derselben Art. Durchschnitt der Schale. — Brady, Chall.-Rep., 21, 10.

Fig. 254. Rhabdammina linearis, Brady. — Brady, Chall.-Rep., 22, 2.

Fig. 255. Rhabdammina discreta, Brady. Durchschnitt der Schale. — Brady, Chall.-Rep., 22, 9.

Fig. 256. Hyperammina subnodosa, Brady. Durchschnitt der Schale. — Brady, Chall.-Rep., 23, 14.

Fig. 257. Hormosina Carpenteri, Brady. — Brady, Chall.-Rep., 39, 14.

Fig. 258. Nodosaria costulata, Reuss. — Brady, Chall.-Rep. 63, 26.

Fig. 259. Trochammina lituiformis, Brady. — Brady, Chall.-Rep., 40, 7.

Fig. 260. Trochammina proteus, Carrer. — Brady, Chall.-Rep., 40, 2.

Fig. 261. Cornuspira involvens, Reuss. — Brady, Chall.-Rep., 11, 1 a.

Fig. 262. Cornuspira crassisepta, Brady. — Brady, Chall.-Rep., 113, 20.

Fig. 263. Cornuspira foliacea, Philippi, sp. — Brady, Chall.-Rep., 11, 5.

Fig. 264. „Monströses Individuum" derselben Art. — Brady, Chall.-Rep., 11, 7.

Fig. 265. Ophthalmidium tumidulum, Brady. — Brady, Chall.-Rep., 12, 6.

Fig. 266. Schale einer Meeresschnecke, verkleinert nach der Natur gezeichnet.

Fig. 267. Amphistegina Lessonii, d' Orb. — Nach Möbius, Foraminifera von Mauritius, Taf. X, Fig. 11.

## Tafel XXIX.

Fig. 268. Reophax sabulosa, Brady. — Brady, Chall.-Rep., 32, 6.

Fig. 269. Textularia crispata, Brady. — Brady, Chall.-Rep., 113, 2 a.

Fig. 270. Polymorphina rotundata, Bornemann. — Brady, Chall.-Rep., 73, 6.

Fig. 271. Chilostomella ovoidea, Reuss. Die äußerste Schale ist vorne aufgebrochen. — Brady, Chall.-Rep., 55, 23.

Fig. 272. Hastigerina pelagica, d' Orb. — Brady, Chall.-Rep., 83, 1.

Fig. 273. Orbulina universa, d' Orb. — Brady, Chall.-Rep., 81, 14.

Fig. 274. Polymorphina compressa. Extracortical incrustiertes Exemplar. — Brady, Chall.-Rep., 73, 17.

Fig. 275. Trypanosphaera transformata, Hkl. — Haeckel, Chall.-Rep., 5, 1.

Fig. 276. Planorbulina mediterranensis, d' Orb. — Brady, Chall.-Rep., 92, 1.

Fig. 277. Placopsilina cenomana, d' Orb., sp. — Brady, Chall.-Rep., 36, 1.

Fig. 278. Hyperammina vagans, Brady. — Brady, Chall.-Rep., 24, 2.

Fig. 279. Entwickelungsstadien von Carpenteria

a. Junges Individuum, bei dem die Kammern noch regelmäßig in geschlossener Spirale angeordnet sind. Ansicht von oben.

b. Etwas älteres Individuum, bei dem sich die Folgen der festsitzenden Lebensweise schon geltend zu machen

nnen. Der Bau wird unregelmäßig und fängt an, sich der Unterlage auszubreiten. Ansicht von oben.
liches Exemplar in seitlicher Ansicht.
gewachsene Carpenteria monticularis, CARTER, von oben hen. Die morphologische Degeneration ist vollendet, Schalenbau ist auf der Unterlage in seine einzelnen mmern auseinandergeflossen. Links unten sitzt noch n kleines junges Individuum. — BRADY, Chall.-Rep., 98, 13, 14, 16 u. 99, 1.
30. Ein Bäumchen von Carpenteria Rhaphidodendron, h MÖBIUS, Foraminifera von Mauritius, V, 6.
Eine größere, rasenbildende Gruppe von Carpenteria ron in natürlicher Größe. — Nach MÖBIUS, Foraminifera s, V, 9.

# Ueber den Ursprung und die Entwickelung der Säugetierzähne.

Von

**Dr. Willy Kükenthal,**

Inhaber der Ritter-Professur für Phylogenie an der Universität Jena.

**Öffentliche Rede, gehalten am 30. Mai 1891 in der Aula der Universität Jena, gemäß den Bestimmungen der Paul von Ritter'schen Stiftung für phylogenetische Zoologie.**

Zum fünften Male ist der Tag herangenaht, an welchem der Inhaber der Ritter-Professur für Phylogenie an hiesiger Hochschule in einer öffentlichen Rede die Ergebnisse eigener Untersuchungen als Fortschritte phylogenetischer Forschung darzulegen verpflichtet ist, zu Ehren des Herrn Dr. Paul von Ritter, des hochherzigen Wohlthäters unser Universität.

Für heute habe ich als Thema eine Untersuchung über den Ursprung und die Entwickelung der Säugetierzähne gewählt, die mir den Vorteil gewährt, einerseits von Erfahrungen ausgehen zu können, die ein jeder von Ihnen im Laufe seiner Entwickelung an seinem eigenen Körper hat machen können, und welche andererseits von ganz hervorragender phylogenetischer Bedeutung ist, sahen doch schon die Systematiker der alten Schule die Bezahnung als das wichtigste Merkmal eines Säugetieres an.

Die menschliche Bezahnung ist aufzufassen als ein gewissermaßen historisches Produkt, dessen Entstehung sich in groben Zügen durch die Reihe der Säugetiere und deren Vorfahren, die Reptilien hindurch [illegible] zu den Fischen verfolgen läßt. Die zahlreichen, nicht nur die Kiefer, sondern die ganze Körperoberfläche besetzenden Zähne der Haifische haben sich im Laufe der Weiterentwickelung mehr und mehr auf die Kiefer beschränkt, der Bau der einzelnen Zähne wurde aber mit der Abnahme der Zahl komplizierter, auf Grund der verschiedenen und erhöhten Anforderungen, die an die einzelnen Zahngebilde gestellt wurden.

In unserer Jugend, zwischen das 6. und 13. Jahr fallend, hat bei uns allen ein eigentümlicher Prozeß stattgefunden, den man als Zahnwechsel bezeichnet. Die 20 Zähne, welche wir bis dahin besessen hatten, waren nacheinander ausgefallen und durch neue ersetzt worden, außerdem waren aber noch neue Zähne hinten in jedem Kiefer erschienen, 3 in jeder Kieferhälfte, von denen der letzte, der sogenannte Weisheitszahn erst spät, im 17.—30. Lebensjahre, in vielen Fällen (in 42 Prozent bei uns, in nur 19 Prozent bei niederen Rassen) überhaupt nicht durchbricht.

Die Serie der zuerst erscheinenden Zähne nennen wir Milchzähne, die später darauf folgenden, bleibende oder Ersatzzähne. Besonders ausgeprägt finden wir diesen Prozeß des Zahnwechsels bei den höheren Säugetieren, die niederen zeigen im allgemeinen entweder nur einen sehr beschränkten oder gar keinen Zahnwechsel.

Es ist daher leicht erklärlich, wie die Ansicht viele Anhänger gewinnen konnte, daß die Milchzahnserie eine neue, also sekundäre Erwerbung seitens der höheren Säugetiere sei, und daß die zweite, die permanente Serie, die ursprüngliche darstelle.

Von anderen Autoren wird die Ansicht verfochten, daß die Milchbezahnung die ältere, die permanente die sekundär davon abzuleitende ist, ein anderer, Baume [1]), kommt zu der Auffassung, daß beide Dentitionen erst sekundär entstanden sind, indem die ältesten Säugetiere, ähnlich wie die jetzigen Zahnwale und die Gürteltiere, ein reptilienartiges, aus gleichartigen Zähnen bestehendes Gebiß besessen haben, welches durch die im Laufe der Weiterentwickelung der Säugetiere eintretende Verkürzung der Kiefer nicht mehr in einer Reihe Platz finden konnte, so daß ein Teil verdrängt wurde und zeitlich erst später als permanentes Gebiß auftrat.

Es würde indessen zu weit führen, an dieser Stelle alle Mutmaßungen und Hypothesen, welche die Frage erklären wollen, zu erwähnen, der erst kürzlich gethane Ausspruch einer Autorität auf diesem Gebiete, Max Schlosser's [2]), wird zur Klarstellung der Sachlage genügen: „So viel dürfte aus diesen Ausführungen hervorgehen, daß wir zur Zeit noch nicht in der Lage sind, den Zahnwechsel der Säugetiere in befriedigender Weise zu erklären."

1) s. Anmerkung 1.

2) Ueber die Deutung des Milchgebisses der Säugetiere von Max Schlosser. Biolog. Centralbl. 1890, S. 91.

Wenn auch die ungeheure Fülle des zu bewältigenden Stoffes meine Untersuchungen noch nicht annähernd zum Abschluß hat bringen lassen, so habe ich doch einige allgemeine Gesichtspunkte gefunden, die von denen meiner Vorgänger erheblich abweichen, und ich glaube daher sie als einen bescheidenen Beitrag zur Förderung der Phylogenie hier vortragen zu dürfen.

Als einfachster Typus der Säugetierbezahnung wird vielfach der der Zahnwale angesehen, ich wähle ihn daher als Ausgangspunkt meiner Betrachtungen.

Während im allgemeinen bei den Säugetieren eine Differenzierung des Gebisses in meißelförmige Schneidezähne, spitze Eckzähne und breite, mit mehreren Höckern oder Falten versehene Backzähne erfolgt ist, sehen wir bei den Zahnwalen keine Verschiedenheit in der Form. Vordere wie hintere Zähne sind einfach konisch zugespitzt und sitzen in meist großer Anzahl in jedem Kiefer, ein jeder vom andern gleichweit entfernt. Das Gebiß wird dadurch dem der Reptilien sehr ähnlich, es wird als ein gleichartiges, homodontes Gebiß bezeichnet.

Es giebt indessen Zahnwale, deren Gebiß, wie bereits Weber sehr richtig ausgeführt hat, recht bedeutend von diesem homodonten Typus abweicht, so der Narwal mit seinen als kolossale Stoßzähne entwickelten oberen Eckzähnen, oder wie die Entenwale und Verwandte, bei denen im Unterkiefer ein Zahnpaar, vermutlich ebenfalls die Eckzähne, sehr stark entwickelt sind, während von den anderen Zähnen sich nur noch Rudimente vorfinden. Hierzu vermag ich einen embryologischen Befund hinzuzufügen, den ich an einem fast ausgetragenen Embryo des gewöhnlichen Braunfisches, der Phocaena communis, machte. Von den 25 in jeder Kieferhälfte vorhandenen Zähnen sind nämlich die ersten 18 durchaus gleichartig zugespitzt, die hinteren 7 dagegen sind rundlicher und sogar bei einzelnen Zähnen mit zwei und drei deutlichen Höckern versehen. In diesem Falle ist also die Ungleichartigkeit der Bezahnung, die Heterodontie, ganz deutlich ausgesprochen. Bei den Zahnwalen lassen sich also noch Spuren eines einstmalig ungleichartigen Gebisses auffinden.

Als feststehend wird ganz allgemein die Thatsache betrachtet, daß die Zähne der Zahnwale der zweiten, also der permanenten Dentition angehören, und daß ein Milchgebiß nie auftritt. Die Zahnwale werden damit als monophyodonte den mit zwei Zahnserien versehenen diphyodonten Säugern gegenübergestellt. Diese Thatsache im Verein mit der Vielzahnigkeit des Gebisses führt

WEBER zu folgender Hypothese: Durch die Vergrößerung der Kiefer bei den Zahnwalen wurde so viel Platz geschaffen, daß die zweite Dentition gleichzeitig mit der Milchbezahnung auftreten konnte. Die geringeren Anforderungen, welche an die einzelnen Zähne gestellt wurden, bewirkten eine Vereinfachung derselben, sie wurden einspitzig, so daß also beide Dentitionen gleichzeitig nebeneinander vorkommen, ohne daß man noch die einzelnen Zähne zur ersten oder zweiten Dentition rechnen kann. Ähnliche Ansichten haben vor WEBER bereits JULIN und WINGE ausgesprochen, und auch BAUME's Idee, daß die beiden Dentitionen entstanden seien durch allmähliche Verkürzung der ursprünglich, wie bei den Reptilien, langen Kiefer und Verdrängung eines Teiles der Zähne, die dann erst später als zweite Dentition auftreten, schließt sich hier an.

Diese Hypothese halte ich nicht für richtig, ich behaupte vielmehr, daß das Zahnwalgebiß ein echtes Milchgebiß ist, welches nicht durch eine zweite Dentition ersetzt wird, vielmehr persistiert. Da ich, um Mißverständnisse zu vermeiden, nicht von einem permanenten Milchgebisse reden will, so werde ich mich in Zukunft auf den rein morphologischen Standpunkt stellen und nur die Ausdrücke erste und zweite Dentition für beide Zahnreihen anwenden. Um beide von einander sicher zu unterscheiden, bedarf es durchaus nicht des physiologischen Gesichtspunktes ihres verschiedenen Erscheinens. Ein untrügliches Merkmal ist ihre Entstehung. Die zweite Dentition entwickelt sich stets nach innen zu von der ersten, aber unabhängig von derselben aus einer beiden gemeinsamen Epitheleinsenkung.

Die Behauptung, daß das Gebiß der Zahnwale der ersten Dentition angehört, läßt sich unwiderleglich durch die Thatsache beweisen, daß die zweite Dentition ebenfalls angelegt wird, aber nur embryonal, und später verschwindet. Die Anlagen der aus der siebartig durchlöcherten Zahnleiste entspringenden Ersatzzähne sind bedeutend kleiner als die der ersten Dentition, sie zeigen ein rudimentäres Aussehen, doch kann man deutlich eine Schmelzkappe und Andeutungen der darin befindlichen charakteristischen Schmelzpulpa unterscheiden [1]).

Für die Zahnwale stellen wir also fest, daß die erste Dentition zum Durchbruch gelangt und persistiert, die zweite sich zwar anlegt, aber nicht zur Entwickelung kommt.

Was lehren uns nun unsere Befunde?

---

1) S. Anmerkung 2.

Zunächst, daß alle Hypothesen unhaltbar sind, welche von den Zahnwalen als ursprünglich homodonten und monophyodonten Tieren ausgehen, ferner, daß die Hypothese, der zufolge das Zahnwalgebiß durch gleichzeitiges Auftreten von erster und zweiter Dentition entstehen soll, nicht das Richtige trifft, und drittens ist es ein recht gewichtiger Einwand gegen die Hypothese von FLOWER und THOMAS, daß die Milchbezahnung eine im Laufe der Säugetierentwickelung erworbene Neubildung sei.

Weshalb der Zahnwechsel bei den Zahnwalen unterbleibt, und die erste Dentition persistiert, ist eine noch offene Frage, es läßt sich vielleicht darüber folgende Vermutung aufstellen. Die meisten Zahnwale nähren sich von Fischen, die sie in großer Anzahl verschlucken; die Thätigkeit der Zähne beruht also nicht in Kaufunktionen, sondern nur darin, die glatte Beute festzuhalten. Besondere Verrichtungen kommen keinem der Zähne zu, sie sind daher gleichmäßig groß und stehen in gleichweiten Abständen von einander. Eintretender Zahnwechsel würde die Schwierigkeit des Ergreifens und Festhaltens der Beute sehr erschweren. Dieser Mangel besonderer Funktionen macht es erklärlich, daß die Zähne vieler Zahnwale im Alter hinfällig werden und z. B. bei älteren Weißwalen gar ausfallen. Andere Zahnwale sind keine Fischfresser, sondern nähren sich ausschließlich von weicherer Kost, von Tintenfischen. Bei diesen verkümmern die Zähne noch mehr, die harten Kieferränder übernehmen deren Funktion, und wenn z. B. beim Entenwal in vereinzelten Fällen ein unterer Eckzahn noch durchbricht, so funktioniert er doch nicht mehr [1]).

Der geringen, aber andererseits ganz gleichmäßigen und andauernden Inanspruchnahme der einzelnen Zähne ist es vielleicht zuzuschreiben, daß der Zahnwechsel bei den Zahnwalen unterbleibt.

Wenden wir uns nun der zweiten Gruppe der Wale zu, den **Bartenwalen**, für welche ich eine eigene Säugetierordnung beanspruche, da sie meiner Ansicht nach genetisch nichts mit den Zahnwalen zu thun haben.

Die Ordnung der Bartenwale zeichnet sich aus durch den Mangel an Zähnen und an Stelle derselben den Besitz von eigentümlichen Hautgebilden, den Barten, welche zu beiden Seiten des Oberkiefers in die Mundhöhle hinabhängen, und bei ihrer großen Anzahl, dichten Stellung und Zerfaserung ihrer Substanz, des

---

1) S. Anmerkung 3.

Fischbeins, als Filter wirken, in welchem sich die Nahrung, Millionen kleiner pelagischer Mollusken und Krebse, fängt.

An dem Embryo eines solchen Bartenwales wurde nun im Jahre 1807 von GEOFFROY ST. HILAIRE die merkwürdige Entdeckung gemacht, daß sich im Unterkiefer kleine zahnartige Gebilde in großer Zahl vorfinden, und diese Thatsache wurde von späteren Beobachtern sowohl bestätigt wie erweitert.

Mit Recht erblickt man darin ein geradezu klassisches Beispiel für die langandauernde Vererbungsfähigkeit nutzlos gewordener Organe. Denn niemals treten diese Zähne in Funktion; bereits wenn der Embryo ein Drittel bis ein Viertel seiner Größe erreicht hat, also z. B. bei Balaenoptera Sibbaldii, dessen neugeborenes Junge 23—24 Fuß lang ist, bei einer Größe des Embryo von 6—8 Fuß, beginnen die Zähne wieder zu verschwinden.

Unter den späteren Walforschern war es besonders ESCHRICHT, der wichtige neue Beiträge zur Kenntnis jener rudimentären Gebilde lieferte. Er fand sie im Ober- wie im Unterkiefer nicht nur des grönländischen Wales, sondern auch bei Buckel- und Finnwalen. Die 9 ersten Zähne erschienen ihm schmaler cylindrischer, und er stellte sie daher Schneidezähnen gleich, im Gegensatz zu den übrigen, welche breiter und in der Mitte bauchiger waren.

Einige der Zähne waren doppelt oder bestanden aus 2 mehr oder weniger verschmolzenen Zähnen, ihre Lagerung war eine regellose. Auf den bauchigen Zähnen eines größeren Embryo saßen eine Menge ganz kleiner kegelförmiger Spitzen. Von OWEN wurden diese Zähne den Molaren von Zenglodon, eines ausgestorbenen Vorfahren der Wale, verglichen. Von den neueren Untersuchern war es besonders JULIN, welcher an einem Unterkiefer von Balaenoptera rostrata den feineren Bau der Zähne studierte, und auf Grund der Thatsache, daß er die 9 vorderen Zähne einspitzig, die hinteren durchweg aus zwei und drei Kronen bestehend fand, welche eine Anzahl konischer Tuberkeln trugen, einen scharfen Gegensatz der Zahnformen annahm. Nach JULIN, dem sich in einer späteren Arbeit WEBER anschließt, ist also die Heterodontie der Bartenwalbezahnung in der Verschiedenheit der 9 ersten zu den übrigen Zähnen begründet.

Meine eigenen Untersuchungen ergaben etwas abweichende Resultate. Eine derartige Differenz zwischen den 9 ersten und den übrigen Zähnen vermag ich nicht aufzufinden; wo ich ferner an den hinteren Zähnen konische Tuberkeln fand, zeigte es sich, daß dieselben in meinen Fällen stets von dem an der Spitze be-

ginnenden, unregelmäßig fortschreitenden Resorptionsprozeß herrührten [1]). Meines Erachtens nach läßt sich die Annahme eines heterodonten Gebisses bei Bartenwalen auf die angebliche Verschiedenheit der 9 vorderen und der darauf folgenden Zähne nicht begründen. Auch ich halte die Bartenwalbezahnung für ursprünglich heterodont, aber ausschließlich auf Grund der Thatsache, daß sich in unregelmäßiger Weise noch Zähne vorfinden, die als zusammengesetzt erscheinen. Derartige zusammengesetzte Zähne habe ich aber, um es gleich vorweg zu sagen, auch innerhalb der 9 ersten angetroffen, so daß also von einem morphologischen Gegensatze der letzteren zu den übrigen nicht die Rede sein kann [2]).

Sind diese zusammengesetzten Zähne nun sekundäre Verschmelzungen ursprünglich einfacher konischer Zähne oder primitive Zustände? Gegen eine sekundäre Verschmelzung spricht die Erwägung, daß die Kiefer der Bartenwale ganz enorm verlängert sind, ein Zustand, den sie embryologisch nachweisbar erst im Laufe ihrer Entwickelung als Wale erworben haben. Demgemäß können auch die Zähne nicht mit einander nachträglich verwachsen sein; entweder behielten sie ihre gegenseitige Lage wenigstens annähernd bei, oder sie rückten weiter auseinander. Die Annahme, daß die zusammengesetzten Zähne primitive Zustände darstellen, daß heißt Backzähne sind, ist also die wahrscheinlichere.

An der Hand der Entwickelungsgeschichte bin ich nun in der Lage, einen direkten Beweis für diese Ansicht geben zu können. Eine Serie von 7 verschieden großen Embryonen einer Bartenwalspezies zeigte nämlich, daß die Zahl der Doppelzähne mit zunehmendem Wachstum beträchtlich abnimmt, während die Zahl der einzelnen Zahnspitzen konstant in jeder Kieferhälfte 53 beträgt. In den jüngsten Stadien sind 9, ja 15 Zähne mit einander verschmolzen, in den darauf folgenden 5, 4 und 3 und in den ältesten nur noch 2.

Dasselbe Resultat ergab sich aus Vergleichung von jüngeren und älteren Embryonen anderer Bartenwalarten.

Aus diesen Beobachtungen folgt erstens einmal, daß die verschmolzenen Zähne ein ursprüngliches Verhalten darstellen, und zweitens, daß aus Backzähnen durch Teilung derselben einspitzige kegelförmige Zähne entstehen.

1) S. Anmerkung 4.
2) S. Anmerkung 5.

Es fragt sich nun, ob nicht folgender Rückschluß zulässig ist! Wir haben die Erscheinung kennen gelernt, daß bei Säugetieren, deren Kiefer sich verlängern, die Backzähne sich in eine Mehrheit von konisch zugespitzten, reptilienzahnartigen Gebilden teilen; sind nicht die Backzähne auch umgekehrt so entstanden, daß bei der eintretenden Verkürzung der Kiefer, welche die Vorfahren der heutigen Säuger bei ihrer Umwandlung aus Reptilien erlitten, je eine Anzahl einfacher konischer Reptilienzähne zur Bildung eines Säugetierbackzahns zusammentraten? Diese Anschauung hat in der That vieles für sich. Die ältesten bekannten Säugetiere, z. B. Triconodon aus dem oberen Jura, zeigen Backzähne von für unsere Hypothese gefordertem typischen Bau, je drei gleichartige, hintereinander liegende konische Kronenteile, die mit einander verschmolzen sind. Von diesem, dem triconodonten und trituberculären Typus aus lassen, sich, wie besonders die hervorragenden Arbeiten eines COPE, OSBORN, WINGE und SCHLOSSER gezeigt haben, die Backzähne aller andern Säugetiere ableiten. Zweifellos ist das Gebiß der Bartenwale wie der Zahnwale als eine Anpassung an das Wasserleben zu betrachten, es läßt sich daher vermuten, daß auch bei anderen pelagischen Säugetieren eine ähnliche Umwandlung eingetreten ist, und in der That können wir in der Ordnung der Robben derartiges beobachten. Zuvor ist zu bedenken, daß zwar die Robben eine ähnliche Lebensweise führen, wie viele Zahnwale, d. h. wie diese Fischräuber sind, daß aber letztere sehr viel länger dem Einflusse dieser Lebensweise ausgesetzt gewesen sind.

Charakteristisch für das Robbengebiß ist erstens eine gewisse Gleichartigkeit der Größe, aber auch der Form der Zähne. Alle Backzähne haben mehr oder weniger spitze, hintereinander liegende Höcker, die entweder ziemlich gleich hoch entwickelt sind (z. B. bei Phoca hispida), oder von denen der mittlere besonders stark ausgebildet ist (Halichoerus gryphus z. B.). In beiden Fällen wird der gleiche Effekt erzielt, das sichere Ergreifen der glatten Beute vermittelst spitzer, annähernd gleich großer Werkzeuge. Wie die Zahnwale, so haben auch die Robben nur eine Zahnserie im extrauterinen Leben, sie verlieren die Milchzahnserie bereits zur Zeit der Geburt. Es scheint, daß wir es hier in beiden Fällen mit einer Anpassungserscheinung zu thun haben. Auch die Sirenen haben keinen Zahnwechsel.

Von besonderem Interesse für die uns hier beschäftigenden Fragen ist der in meinem Besitze befindliche Schädel einer

spitzbergischen Bartenrobbe (Phoca barbata). Dieses der Hauptsache nach von Muscheln (Mya truncata) sich nährende Thier, zeigt an seinen Zähnen Reduktionserscheinungen, die zu einer vollkommenen Teilung der vorderen Backzähne in je 2 einhöckrige, stiftartige Zähne Veranlassung gegeben haben. Das Gebiß dieses Tieres gewinnt dadurch ein homodontes Aussehen.

An meinem Exemplar sehe ich also an Stelle der ursprünglichen 5 Backzähne 7 und 8 einhöckrige Zähne. Der mechanische Grund dieser eigentümlichen Erscheinung ist zunächst im Abschleifen der oberen Teile der Krone im Laufe des Lebens des Individuums zu erblicken, in letzter Linie beruht aber die Möglichkeit des Abschleifens in einer weniger intensiven Verkalkung der Zähne. Die tiefgreifenden Erosionen an den Zähnen von Otaria und anderen Robben sind auf dieselben Gründe zurückzuführen. Bei den Zahnwalen finden sich solche Erosionen besonders bei Tursiops.

Meiner Ansicht nach vermögen derartige, an sich geringfügige, individuelle Veränderungen unter Umständen eine große Bedeutung zu gelangen, wenn eine Änderung in der Funktion der betreffenden Organe eintritt.

Auch die Paläontologie spricht für oben erwähnte Hypothese. Den fossilen Zahnwalen zugerechnete Tiere, die Squalodonten, haben nämlich durchaus nicht, wie die jetzt lebenden, ein aus zahlreichen gleichartigen, spitzigen Zähnen bestehendes Gebiß, sondern vorn 4 einspitzige, hinten 7 mehrspitzige Backzähne, deren jeder aus einer Anzahl von hintereinander liegenden konischen Tuberkeln besteht. Zeuglodon, ein merkwürdiges fossiles Tier, das nach dem neuesten Bearbeiter D'Arcy Thompson den Robben nahestehen soll, über dessen Zugehörigkeit zu den Walen ich aber trotzdem keinen Zweifel hege, zeigt ähnliche Verhältnisse, nur ist die Zahl der Backenzähne geringer, sie beträgt 7.

Nicht scharf genug kann hier den Bestrebungen entgegengetreten werden, welche auf Grund derartiger Ähnlichkeiten eine phylogenetische Verknüpfung der Wale durch Vermittlung des Zeuglodon zu den Robben anbahnen. Durch derartige voreilige Schlüsse versperrt man sich nur den Weg zu jeder weiteren Forschung.

Noch liesse sich die Frage erörtern, welcher von beiden Dentitionen die embryonalen Zahnkeime der Bartenwale zugehören. Nach Bildern junger Stadien zu urteilen, scheinen sie aus den

verschmolzenen Anlagen beider zu bestehen und gleichen darin den sogenannten wahren Backzähnen aller übrigen Säugetiere, welche ebenfalls aus den miteinander verschmelzenden Anlagen beider Dentitionen zusammengesetzt sind.

Vielleicht ist hier eine kurze Zusammenfassung über das Gebiß der pelagischen Säugetiere überhaupt am Platze. Bei den Bartenwalen, und sicherlich auch bei den Zahnwalen ist als mechanischer Grund der Vermehrung der Zähne in erster Linie die enorme Vergrößerung der Kiefer zu nennen, die Teilung der Backzähne in ihre Elemente, einspitzige Zähne, wurde aber nur durch den gewissermaßen gelockerten Bau derselben ermöglicht. In letzter Linie ist es also, wie wir es auch bei der Bartenrobbe sahen, mangelhafte Verkalkung, welche die Umänderungen ermöglicht hat.

In meiner vorjährigen, bei dieser Gelegenheit gehaltenen Rede über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser hatte ich jene merkwürdige Erscheinung der Hyperphalangie der Vorderextremitäten, der Vielgliedrigkeit der Finger, wie sie sich besonders typisch bei Zahnwalen und Bartenwalen zeigt, ebenfalls auf verlangsamte Verkalkung zurückgeführt, und auch ein anderer Prozeß, der Verlust des Hautpanzers der Zahnwale, für dessen ehemaliges Vorhandensein ich jetzt direkte paläontologische Beweise anzuführen in der Lage bin [1]), ist ebenfalls mit verringerter Kalkablagerung in der Haut verbunden. Nebenbei möchte ich daran erinnern, daß auch bei den ausgestorbenen pelagischen Reptiliengruppen der Plesiosauren und Ichthyosauren die ganz analogen Erscheinungen der Vielgliedrigkeit der Finger und des Hautpanzerschwundes vorkommen.

Dieselbe mechanische Ursache, verringerte Verkalkung, erleichterte also drei so verschiedenen Organsystemen wie Haut, Extremitätenskelett und Bezahnung eine Umbildung, zur Erreichung des unter den bestehenden Verhältnissen bestmöglichen physiologischen Effektes. Verringerte und verlangsamte Verknöcherung ist eine pelagischen Säugern ganz allgemein zukommende Erscheinung, die uns verständlich wird, wenn wir deren Lebensweise ins Auge fassen. Für Tiere, welche, auf hohem Meere lebend, als Lungenatmer gezwungen sind, sich fast stets auf der Oberfläche zu halten, ist die Verringerung des spezifischen Gewichtes eine unerläßliche Bedingung, und wie könnte ihr besser entsprochen werden, als durch

1) S. Anmerkung 6.

eine verringerte Ablagerung von Kalksalzen! Skelette von Zahnwalen, Bartenwalen und auch manchen Robben zeigen dies aufs deutlichste. Wenn man als Einwand den Lamantin und das Walroß als Wassersäugetiere mit sehr starker Verkalkung des Skeletts entgegenhält, so ist nur daran zu erinnern, daß beide gar keine eigentlichen pelagischen Wassersäugetiere sind, sie finden sich nur in seichten Gewässern, auf deren Grunde sie ihre Nahrung suchen, so daß ihnen die Schwere ihres Skeletts beim Untersinken und Verweilen am Boden nur zu gute kommt.

Kehren wir nach diesen Betrachtungen zur weiteren Untersuchung der Entwickelung der Säugetierzähne zurück.

Von niedrig organisierten Säugern müssen wir vor allem eine Ordnung in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen, die in vielen Punkten mit Recht als eine sehr primitive Säugetiergruppe angesehen wird. Es sind dies die Zahnarmen und, wenn ich die Faultiere und Schuppentiere, welche letztere ich auch in embryonalen Stadien zahnlos fand, außer Acht lasse, die Gürteltiere, von denen ich Serien von Embryonen von Dasypus novemcinctus und Dasypus villosus untersucht habe. Bei ersterer Form ist ein Zahnwechsel seit langem bekannt, von den 8 Zähnen in jeder Ober- und Unterkieferhälfte werden 7 ersetzt. Im Unterkiefer wurden ferner von Reinhardt (1877) bis zu 5 sehr kleine Zähne von einfacher Kegel- oder Kugelform und geschlossener Wurzel entdeckt, welche früher als die anderen Milchzähne erscheinen und keine Nachfolger haben, sie sind als Schneidezähne anzusehen. Meine eigenen Untersuchungen bestätigten diese Angaben durchaus. Ein Milchgebiß ist ferner angezeigt von Hensel für Tatusia hybrida, und von Thomas für Orycteropus. Ich vermag jetzt auch noch Dasypus villosus hinzuzufügen. Die Untersuchung von Embryonen dieses Tieres ergab mir, daß die Anlagen der beiden Dentitionen mit derselben Deutlichkeit vorhanden sind, wie in den gleich großen Stadien von Dasypus novemcinctus. Ob es in der That bei Dasypus villosus zu einem Zahnwechsel kommt oder nicht, ist für unsere Betrachtung gleichgiltig, die Hauptsache ist, daß beide Dentitionen sich anlegen.

Es erscheint mir nicht zweifelhaft, daß auch noch bei anderen Gürteltieren beide Dentitionen sich nachweisen lassen werden; schon jetzt können wir aber behaupten, daß sich innerhalb der Edentatenordnung die beiden Dentitionen in typischer Weise anlegen.

Es erübrigt uns, jetzt noch die Beuteltiere zur Untersuchung heranzuziehen, die eine sehr hoch differenzierte Bezahnung be-

sitzen. Zahlreiche, sorgfältige Arbeiten älterer und neuerer Forscher, von denen ich nur FLOWER und THOMAS erwähnen will, haben die differenten Gebisse der Beuteltiere, welche in ihren mannigfachen Modifikationen, als Nager-, Fleisch- und Pflanzenfressergebisse von den Ordnungen der Placentaltiere wiederholt werden, zum Gegenstand gehabt, und es steht jetzt widerspruchslos fest, daß diese in Schneidezähne, Eck- und Backzähne wohl gegliederten Gebisse keinen oder nur bei einem Backzahne Zahnwechsel besitzen. Ebenso widerspruchslos wird in neuerer Zeit das Gebiß der Beutler als zur zweiten Dentition gehörig, der erste der beiden wechselnden Backzähne als Milchzahn angesehen.

Meine embryologischen Untersuchungen des Beuteltiergebisses sind bis jetzt nur bis zum Studium einer Serie von jungen Beutelratten gediehen, was ich aber hier gefunden habe, ist so überraschend, daß ich das Hauptresultat hier mitteilen werde. In den neueren Arbeiten über das Beuteltiergebiß ist ein fundamentaler Irrthum enthalten, es gehört nämlich nicht zur zweiten Dentition, sondern zur ersten. Der einzige, später auftretende Zahn gehört dagegen der zweiten Dentition an. Der Beweis wird geführt durch die Thatsache, daß in einem gewissen Stadium der Entwickelung neben Anlagen der bleibenden Zähne noch Anlagen von diesen entsprechenden Ersatzzähnen auftreten. Sie treten als Verdickungen der nach innen von den bleibenden Zähnen verlaufenden Zahnleiste auf [1]).

Selbstverständlich ist nicht zu vergessen, daß diese Thatsache erst bei einer Spezies gefunden wurde, und daß noch viele andere der Untersuchung harren, immerhin ist man schon jetzt berechtigt zu sagen, daß dadurch die ganze Sachlage von Grund aus verändert wird. Die FLOWER-THOMAS'sche Hypothese verliert ihre Hauptstütze, das Milchgebiß ist keine erst bei den höheren Säugetieren auftretende Neuerwerbung. Also auch bei den Beuteltieren kommen beide Dentitionen in der Anlage vor, die erste überwiegt, die zweite legt sich zwar an, kommt aber nur in einem Zahne zur vollen Ausbildung.

Eine öfters von verschiedenen Forschern ausgesprochene Ansicht ist die polyphyletische Abstammung der Placentaltiere von den einzelnen Beuteltierordnungen. Die Raubtiere z. B. sollen also von den Raubbeutlern, die Nagetiere von den Nagebeutlern abstammen. Soweit sich diese polyphyletische Hypothese auf die

1) S. Anmerkung 7.

anscheinend gleichartige Bezahnung stützt, und sie thut es in hervorragendem Maße, läßt sie sich nicht mehr halten, denn es geht nicht an, die erste Dentition der Beutler, welche das persistierende Gebiß darstellt, mit der das persistierende Gebiß bildenden zweiten Dentition der höheren Placentaltiere zu homologisieren. Die Ähnlichkeiten der Gebisse sind Convergenzerscheinungen.

So weit reichen bis jetzt meine Untersuchungen, so unvollständig dieselben auch noch sind, so lassen sich doch daraus einige allgemeine Ideen gewinnen, nach denen ich weiter arbeiten werde.

Bei allen von uns untersuchten Saugetierordnungen fanden sich beide Dentitionen in der Anlage vor, auch die niedersten Ordnungen der Edentaten, Zahnwale und Beuteltiere zeigen dieses Verhalten, und der Schluß ist daher berechtigt, daß beide Dentitionen ursprünglich allen Säugetieren zukommen. Die altesten Säugetiere waren daher diphyodont. Innerhalb der Saugetierklasse, von den niedersten bis zu den höchsten Formen aufsteigend, sehen wir nun, wie die zweite Dentition in bezug auf Form und Leistung mehr und mehr die Oberhand gewinnt, während bei den niederen die erste überwiegt. Indem eine Dentition unterdrückt wird, kommt es zur Monophyodontie, die also gleichfalls wie die Homodontie als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen ist. Ferner läßt sich die Frage, welche von beiden Zahnreihen der Saugetiere die ältere, also die primitive, und welche die sekundare war, in der Weise beantworten, daß innerhalb der Klasse der Saugetiere beide Dentitionen in ihrer Anlage gleichwertig sind. Die Entwickelungsgeschichte giebt durchaus keinen Anhalt für die oft ausgesprochene Behauptung von der Abhängigkeit einer Dentition von der andern; beide sind Schwestern, deren Mutter die einfache Epitheleinstülpung im Kiefer ist, die wir als Zahnleiste bezeichnen.

Können wir nun eine Brücke finden, welche das Gebiß der Säugetiere mit dem ihrer Vorfahren, der Reptilien, verbindet?

Prinzipielle Unterschiede zwischen Reptilien- und Säugetierzähnen finden sich [illegible] können ebensowohl Reptilienzähne [illegible] aufweisen, [illegible] Zähne [illegible] Kiefers oder Einpflanzung [illegible] mancher[illegible] werden. [illegible]

vor, derselbe ist sogar bei weitem ausgeprägter als der der Säugetiere, da nicht nur zwei, sondern mehrere Dentitionen aufeinander folgen können.

Es erscheint mir daher der Gedanke nicht allzu gewagt, das Gebiß der Säuger mit dem der Reptilien zu homologisieren. Es ergiebt sich hieraus folgende Beantwortung der Frage nach dem Ursprunge der Säugetierzähne.

Das unterste Stadium von dem wir auszugehen haben, sind die Fische, und von diesen besonders die Haifische. Bei den Haien sitzen die Zähne nicht nur auf den Kieferrändern, sondern über die ganze Körperoberfläche zerstreut, es sind Hautprodukte von denkbar einfachstem Bau. Sind die auf dem Kiefer stehenden Zähne abgenützt, so rücken von der Innenseite her neue Zähne nach, um die ersteren zu ersetzen. Dieser Ersatz ist ein unbegrenzter. Die einzelnen Zähne sind durchaus noch nicht spezialisiert, ihre Menge ist dafür um so größer.

Die zweite Stufe der Zahnentwickelung repräsentieren die Amphibien und besonders die Reptilien. Von der Hautoberfläche sind in diesen Klassen die Zähne verschwunden, sie haben sich auf die Kiefer konzentriert. Auch der unbegrenzte Ersatz der abgenützten ist eingeschränkt worden, es finden sich nur noch einige wenige Reihen nach innen von der ersten. Mit der zunehmenden Spezialisierung, die besonders bei höheren Reptilien eintritt, nimmt die Zahl der Zähne ab.

Nunmehr kommen wir zu der dritten und höchsten Stufe: der Säugetierbezahnung.

Von den mehrfachen Reihen zeitlich aufeinander folgender Zahnserien, wie wir sie bei den Reptilien angetroffen haben, sind durch teilweise Verschmelzung derselben nur noch zwei übrig geblieben, die wir im Laufe unserer Untersuchung genügend kennen gelernt haben: Milchgebiß und bleibendes Gebiß, oder besser erste und zweite Dentition, von denen die letztere sich genau wie bei den Reptilien nach innen von der ersteren anlegt.

Mit der nunmehr erfolgenden höheren Spezialisierung der Zähne, die sich den verschiedensten Funktionen anzupassen hatten, kam es zu einer Verminderung ihrer Zahl. Auf Grund unserer Beobachtungen an den Zähnen der Bartenwale können wir uns die Umwandlung der Reptilienzähne in Säugetierzähne folgendermaßen vorstellen [1]). Bei der eintretenden Verkürzung der Kiefer

---

1) S. Anmerkung 8.

rückten die Zahnkeime der einspitzigen Reptilienzähne näher und näher aneinander und verschmolzen gruppenweise zu mehrspitzigen Zähnen, den ursprünglichen Backzähnen der ersten Säugetiere. Durch die infolge verschiedener physiologischen Leistungen geforderten Umformungen bildeten sich die Backzähne aus, wie wir sie bei den jetzt lebenden Säugetieren kennen. Besonders durch Heranziehen paläontologischer Funde sind wir heutzutage im Stande, die einzelnen Höcker der Backzähne bei den verschiedensten Säugetieren mit eben derselben Sicherheit homologisieren zu können, wie wir etwa die einzelnen Finger innerhalb der Säugetierklasse zu homologisieren vermögen.

So haben wir im Verlaufe dieser Untersuchung gesehen, wie sich auch bei der Entwickelung der Zähne in der Wirbeltierreihe jenes gewissermaßen aristokratische Prinzip geltend macht, welches die Herausbildung von wenigen, aber vollkommen ausgebildeten Werkzeugen aus der großen Masse gleichartiger, niedrig organisirter Gebilde bewirkt.

## Anmerkungen.

Die in vorliegender Rede enthaltenen Gesichtspunkte sind zum Teil noch recht hypothetischen Charakters, zum Teil vermag ich sie mit thatsächlichen Belegen zu stützen, die ich indessen erst im zweiten Teile meiner „Vergleichend-anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen an Waltieren" bringen werde; an dieser Stelle will ich nur noch einige Erläuterungen geben, die sich auch ohne Abbildungen verstehen lassen. Die den einzelnen Anmerkungen beigegebenen Zahlen beziehen sich auf die betreffenden Stellen im Text der Rede.

Anmerkung 1. Die häufig sich widersprechenden Anschauungen BAUME's, dessen Arbeit übrigens eine Fülle guter und interessanter Beobachtungen bringt, macht ROSE in einer Dissertation „Versuche einer Phylogenie des Säugetiergebisses", Jena 1883, zum Gegenstand einer öfters zutreffenden Kritik. Wenn ROSE indessen zum Schlusse ausruft: „Man sieht aber aus der Verirrung BAUME's deutlich, wie gefährlich es ist, Erscheinungen zu Gesetzen zu erheben, die keinen Anspruch auf Allgemeingiltigkeit haben", so hätte er dies auch auf seine eigene Arbeit anwenden können, da dieselbe, bei jeglichem Mangel eigener Beobachtungen, sich gänzlich auf dem Gebiete der Hypothese bewegt.

Anmerkung 2. Zur Untersuchung kamen bis jetzt embryonale Kiefer von Phocaena communis, Monodon monoceros, Tursiops tursio, Globiocephalus melas und Beluga leucas.

Von letzterem Wal wurden teils ganze Köpfe, teils einzelne Kiefer in Schnittserien nach den 3 Hauptrichtungen zerlegt. Die Ersatzzahnanlagen konnten an sämtlichen Zähnen beobachtet werden. Bei Beluga leucas waren sie am deutlichsten ausgeprägt an Embryonen von circa 30 cm Länge. Hier zeigte sich Folgendes: Nach innen von den Zahnanlagen liegt die vielfach netzförmig durchbrochene Zahnleiste, welche mit ihren Schmelzorganen durch viele Seitenstränge in Verbindung tritt und außerdem jedesmal einen weiteren nach innen verlaufenden Epithelstrang abgiebt, der mit kolbenförmiger Anschwellung endigt. Letztere wird vom darunterliegenden Bindegewebe etwas eingestülpt und enthält außerdem in einigen Präparaten in ihrem Innern einige der charakteristischen sternförmigen Zellen, welche die Schmelzpulpa bilden. Um dieses Gebilde lagert sich das etwas verdichtete Bindegewebe in konzentrischer Anordnung und bildet so die *erste Anlage* eines Zahnsäckchens. Wir haben somit eine zweifellose

Zahnanlage, und zwar eine Anlage der zweiten Dentition vor uns, die nur nicht zur Ausbildung und zum Durchbruch kommt. Interessant erscheint mir die Thatsache, daß zwischen und auch vor den 11 Zahnanlagen, welche bei Beluga zu den bleibenden Zähnen werden, auch noch Epithelperlen hinzutreten, die aber ebenfalls später verschwinden. Beluga hat vielleicht ursprünglich eine größere Anzahl Zähne in jedem Kiefer besessen, von denen bei später eintretender Kieferverkürzung nur noch ein Teil erhalten blieb. Die verhältnismäßig geringe Zahnzahl bei Beluga wäre dann kein ursprüngliches Verhalten, Beluga stammte vielmehr von Walen ab, welche etwa die doppelte Anzahl Zähne besessen haben.

Anmerkung 3. Daß die rudimentären Eckzähne des Döglings nicht mehr funktionieren, zeigt ein Präparat in meinem Besitz. Es ist dies ein nur wenige Millimeter durchgebrochener Zahn (ein solches Durchbrechen habe ich schon früher einmal beobachten können, siehe Archiv f. Naturgeschichte 1889, S. 165, Beiträge zur Fauna Spitzbergens), welcher auf seiner freien Spitze eine Ansiedlung von 3 stattlichen Cirripedien (Conchoderma aurita) besitzt, so daß also die Funktionslosigkeit ganz augenscheinlich ist. Ein ähnliches Präparat, von Nansen und Grieg erwähnt, findet sich im zoologischen Museum in Bergen.

Anmerkung 4. Ueber den Resorptionsprozeß der Bartenwalzähne berichten Pouchet und Chabry (Sur l'évolution des dents des Balaenides, Comptes rend. Ac. Sc. Paris, Tome 94, pg. 540—542), danach erfolgt die Zerstörung, wie auch ich feststellen konnte, von der Spitze aus, und zwar in ganz unregelmäßiger Weise, indem größere und kleinere Löcher die Dentinkappe durchbohren. Bei vielen, derartig im Verschwinden begriffenen Zähnen läßt sich das Dentin als ein oben mit unregelmäßigen Zacken versehener Gürtel abheben.

Anmerkung 5. Es kamen über 30 Kiefer verschiedener Bartenwalembryonen zur Untersuchung, die 4 verschiedenen Arten angehörten, es waren dies: Balaenoptera musculus, Balaenoptera Sibbaldii, Balaenoptera rostrata und Megaptera boops. Die Zähne wurden teils durch Präparation freigelegt, kleinere Kiefer wurden auch in toto gefärbt, dann in Toluol aufgehellt, teils wurden Schnittserien angefertigt.

Balaenoptera rostrata.

An dem kleinsten Embryo von 20 cm Länge (von der Schnauzenspitze zum Schwanzende über den Rücken gemessen) sah ich im Unterkiefer 41 Zahnanlagen, von denen die ersten 14 ziemlich gleich weit voneinander entfernt waren, Zahn 20 bis 34 lagen dagegen paarweise zusammen, häufig so nahe, daß die beiden Anlagen sich miteinander berührten, während sie von den benachbarten Paaren durch weite Zwischenräume getrennt waren. Zahnanlage 36 fiel durch die doppelte Breite auf, die letzten 5 lagen in gleichweiten Abständen. Im Oberkiefer war die Entwickelung etwas weiter vorangeschritten. Die Zahnanlagen waren größer, es lagen zusammen (8.9)(10.11)(12.13) (18.19)(20.21)(25.26) 35.(36.37).

ser selben Spezies stand mir zur Verfügung ferner ein 49 cm Länge, aus dem Hamburger Museum stammend, r mir überhaupt mit der größten Liberalität in Frage Material zur Verfügung gestellt hat. Der Unterkiefer nbryos war verhältnismäßig größer, er betrug 0,186 der Ge-͵e, diese gleich 1 gesetzt, während der des kleinen Embryos 0,175 betrug. Von den 41 Zahnanlagen des Unterkiefers waren r 6 paarweise zusammenliegend, im Oberkiefer fanden sich folgende ahnanlagen verschmolzen (22.23) (27 28)(29 30)(31 32).

Vergleichen wir die Angaben bei beiden Embryonen, so fällt s weiteres auf, daß beim jüngeren viel mehr Zahnanlagen zu-li als beim älteren.

gnanter zeigt sich dieses Verhalten bei Embryonen der ezies:

Balaenoptera musculus.

Zum Vergleiche ziehe ich die Oberkiefer von 7 verschieden en Embryonen heran. Die Zahl der einzelnen Zahnanlagen, gleich-ob dieselben verschmolzen sind oder einzeln frei liegen, be-tant 53, nur die beiden größten Formen haben infolge ein-Resorption einige weniger; in folgendem Schema sind die ate enthalten:

| Länge des Embryos in Centimetern | Zahl der konischen Zahnanlagen | Zusammengesetzte Zähne (nahe aneinanderliegende sind durch ein + bezeichnet) | Zahl der verschmolzenen Zähne |
|---|---|---|---|
| I) 43 | 53 | (6. 7.) (8.+9.) (38. 39.) (40. 41.) (45. 46. 47.) | 9 |
| II) 50 | 53 (die hintersten 6 fehlen im Präparat) | (2. 3.) (9. 10.) (19. 20.) (27. 28.) (29. 30.) (31. 32. 33.) | 13 |
| III) 60 | 53 | (8.+9.) (22.+23.) (28. 29.) (35. 36. 37.) (43. 44.) | 7 |
| IV) 60 | 53 | (27. 28. 29. 30.) | 4 |
| V) 69 | 53 | (23. 24.) (26. 27.) | 4 |
| VI) 70 | 53 | (22. 23. 24.) (26. 27.) | 5 |
| VII) 74 | 46 (Beginn der Resorption) | (15. 16. 17.) | 3 |
| VIII) 82 | 45 | (30.+31.) (36.+37.) (40. 41.) | 2 |
| XI) 82 | 45 | (21. 22.) | 2 |

Wir ersehen aus diesem Schema, daß bei der gleichen Anzahl der einzelnen konischen Zahnanlagen (nämlich 53) die Zahl der zusammengesetzten Zähne im Lauf der individuellen Entwickelung bedeutend abnimmt.

Balaenoptera Sibbaldii;

Die beiden Embryonen, welche mir von dieser Art zur Verfügung standen, waren schon ziemlich groß, 90 und 114 cm. Die Oberkiefer enthielten 50 Zahnanlagen, von denen bei beiden 4 verschmolzen waren, beim kleineren (10.11)(28.29), beim größeren (3.4).(23.24).

Megaptera boops.

Zwei Oberkiefer eines Embryo von 72 cm Länge zeigen noch 11 Zahnanlagen verschmolzen und zwar (11.12.13) (15.16.) (18.19)

(20.21) (26.27) auf der einen Seite und 4.5.6.7) (13.14.15 (19.20) (28.29) auf der andern.

**Mit Sicherheit** ergiebt sich aus diesen Angaben, daß die Lage der zusammengesetzten Zähne eine recht verschiedene ist. Von einer Verschiedenheit der 9 vorderen Zähne, die einspitzig sein sollen, von den hinteren kann nicht die Rede sein, da wir Zusammensetzungen von Zahnanlage 2 und 3 oder 3 und 4 oder 4, 5, 6 und 7 oder von 6 und 7 oder 9 und 10 beobachten können. Also auch die vordersten Zähne der Bartenwale sind als ursprüngliche zusammengesetzte Zähne anzusehen.

Auch der weiteren Angabe JULIN's, daß die hinteren Zähne rundliche, die ersteren viel spitzere Formen haben, vermag ich nicht zuzustimmen. Bei Megaptera boops z. B. fand ich auch sämtliche hintere Zähne von ausgeprägt spitzem Typus, gerade so wie die vorderen, und da wo sich bei anderen Embryonen im hinteren Teil des Kiefers rundliche fanden, sind sie durch Resorption der verkalkten Spitze entstanden. Besonders deutlich läßt sich das an den Zähnen eines Embryos von Balaenoptera Sibbaldii von 114 cm Länge verfolgen. Die kugelige Gestalt der hinteren Zähne rührt von dem Verlust der Dentinspitze her, deren oberer Teil durch den unregelmäßig verlaufenden Prozeß mehr zackig geworden ist.

Die zusammengesetzten Zähne zeigen alle Phasen von der fast völligen Verschmelzung an bis zum bloßen Nebeneinanderliegen. Besonder auffallend war mir die ungleiche Größe der verschmolzenen Kronenteile, in einem Falle saß einem konischen Zahn ein kaum halb so großer seitlich an, als ob er aus ihm geknospt wäre.

Anmerkung 6. Über den Schwund von Hautplatten bei Zahnwalen habe ich bereits im Anatomischen Anzeiger 1890, p. 237 berichtet. Besonders war es die Bedeckung des Rückens mit Platten bei Neomeris phocaenoides, sowie das Tuberkelfeld auf dem Rücken eines Embryos dieser Spezies, welches mich auf die Vergleichung mit den Tuberkeln auf Rückenflosse von Phoinena spinipinnis, sowie der gewöhnliche Phocaena communis brachte. Übrigens möchte ich an dieser Stelle hinzufügen, daß J. A. MURRAY[1]) von einer Neomeris Kurrachiensis, die nach FR. W. TRUE[2]) übrigens ebenfalls ein N. phocaenoides ist, angiebt: Back with a longitudinal band of spinoos tubercles on the vertebral area, beginning nearly opposite the root of the pectoral, widening to 1,5 inch about the middle, and again contracting and ending narrowly opposite in line with the vent". Bereits TEMMINCK[3]) hat diese Tuberkeln abgebildet. Es war mir nun von hohem Werte, meine Behauptung, daß diese Platten und Tuberkeln den letzten Rest eines bei Zahnwalen früher allgemein vorhanden gewesenen

---

1) J. A. MURRAY, A contribution to the knowledge of the marine fauna of Kurrachee. Annales and Magazine of Natural History, Vol. XIII, 1884, p. 352.

2) FR. W. TRUE, A Review of the family Delphinidae. Bullet. of the United States National Museum, Washington 1889, p. 115.

3) TEMMINCK, Fauna Japon., Mammif. marin. 1850.

...tung darstellen, an der Hand paläontologischer Thatsachen ... können. Ein solcher Beweis ist aber meines Erachtens ...er Arbeit von JOHANNES MÜLLER „Bericht über ein ...ceum aus Radoboy, Delphinopsis Freyeri[1]) enthalten. MÜLLER ...eibt folgende Hautbedeckung: „Der größte Teil der Flosse mit ...hme der Bruchflächen der Knochen ist nämlich von kleinen ...hen dicht bedeckt, die Plättchen sind meist plankonvex, die ...ne Seite ist glatt abgerundet, die andere Fläche ist plan, und letztere ...t sehr regelmäßig liniert." „Diese Plättchen sind von großer Festigkeit und viel härter als das Gestein." „Die linierte Schicht und die Knochenplättchen gehören ohne Zweifel zusammen und mitsamt der schwarzen Schicht zu der Hautbedeckung eines Tieres. Wenn sie nicht zu dem von ihnen bedeckten Tierreste, nicht zu der Extremität und den anderen Knochen gehören, so würden die letzteren gewiß nur einem Delphin zuzuschieben sein. Wenn aber die Bedeckung zu den Flossenknochen gehört, so kann an unseren heutigen Delphine nicht gedacht werden, und wir haben es dann mit einem neuen, den Delphinen verwandten Typus der Vorwelt zu thun."

BRANDT[2]), der diesen Delphin verwandt mit Champsodelphis hält, steht MÜLLER's Anschauung sehr skeptisch gegenüber, und von späteren Autoren ist dieser so eigentümliche Befund meines Wissens nicht mehr erwähnt worden. Hält man die MÜLLER'sche Beschreibung der Plattenreste, besonders deren Vorkommen an der Flosse mit meinen früheren Angaben über den Hautpanzer rezenter Zahnwale und analoge Bildungen der Ichthyosauren zusammen, so wird man kaum noch daran zweifeln können, daß wir hier einen schönen paläontologischen Beweis für das Vorhandensein einer hautpanzerartigen Körperbedeckung bei den Vorfahren der Zahnwale haben.

Anmerkung 7. Die Entwickelung der Beuteltierbezahnung habe ich ausführlicher in einer Arbeit „Das Gebiß von Didelphys, ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Beuteltiergebisses", Anat. Anz. 1891, Nr. 23 u. 24, behandelt.

Anmerkung 8. Es ist wohl kaum nötig, darauf hinzuweisen, daß meine Ansicht über die Entstehung der Säugetierbackzähne nicht viel über das Stadium der bloßen Vermutung gelangt ist. Verwandte Anschauungen haben geäußert DYBOWSKY[3]), welcher den 4-jochigen Säugetierzahn aus 24 einfachen Papillen entstehen läßt, von denen je 3, respektive die von ihnen gebildeten Pfeiler miteinander zu einem Halbjoch verwachsen, die dann wieder zu je 2 ein Zahnjoch bilden, MAGITOT[4]), der als Urtypus den Kegelzahn auffaßt, von dem sich alle anderen durch Vervielfältigung und sekundäre Ver-

---

1) Sitzungsber. der math.-naturw. Klasse der Kais. Ak. d. Wissensch. Wien, 1853, p. 84. und 1855, p. 345.

2) BRANDT. Die fossilen und subfossilen Cetaceen Europas. Mém. de l'Acad. de St. Petersburg VII. Sér. T. XX.

3) DYBOWSKY. Studien über Säugetierzähne. Vorläufige Mitteilung in Verhandl. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien, Bd. 39, 1889. p. 3—8.

4) MAGITOT, E.. Des lois de la dentition. Journ. Anat. Phys. Paris tom. 19 p. 59.

schmelzung ableiten lassen, GAUDRY[1]), ferner AMEGHINO[2]), nach welchem sich die Säugerzähne aus gleichmäßigen konischen Zähnen, die sich in Gruppen vereinigt haben, herausgebildet haben, COPE[3]), welcher den Satz ausspricht, daß die Molaren der Säuger nicht zurückbezogen werden können auf Reptilienmolaren, sondern auf einfache konische (haplodonte) Reptilienzähne, und Andere mehr.

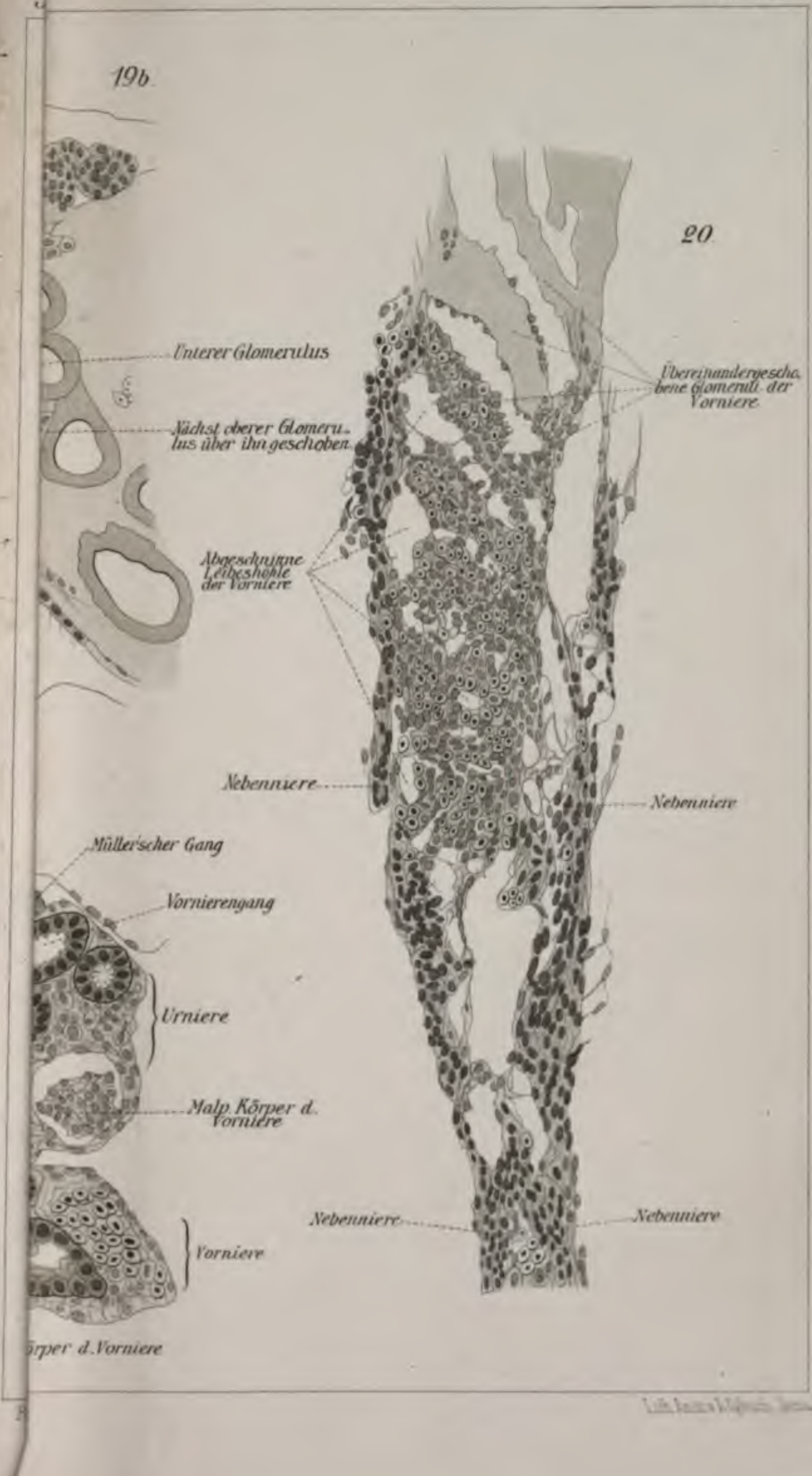
Schlufsbemerkung: Die Drucklegung vorliegender Rede in dieser Zeitschrift ist durch unvorhergesehene Umstände sehr bedeutend verzögert worden, ich habe daher, um mir die Priorität meiner Forschungsergebnisse zu sichern, bereits im Juli 1891 einen kurzen Auszug im Anatomischen Anzeiger, Ende vorigen Jahres eine Darstellung meiner Untersuchungen über die Entwickelung des Beuteltiergebisses gegeben.

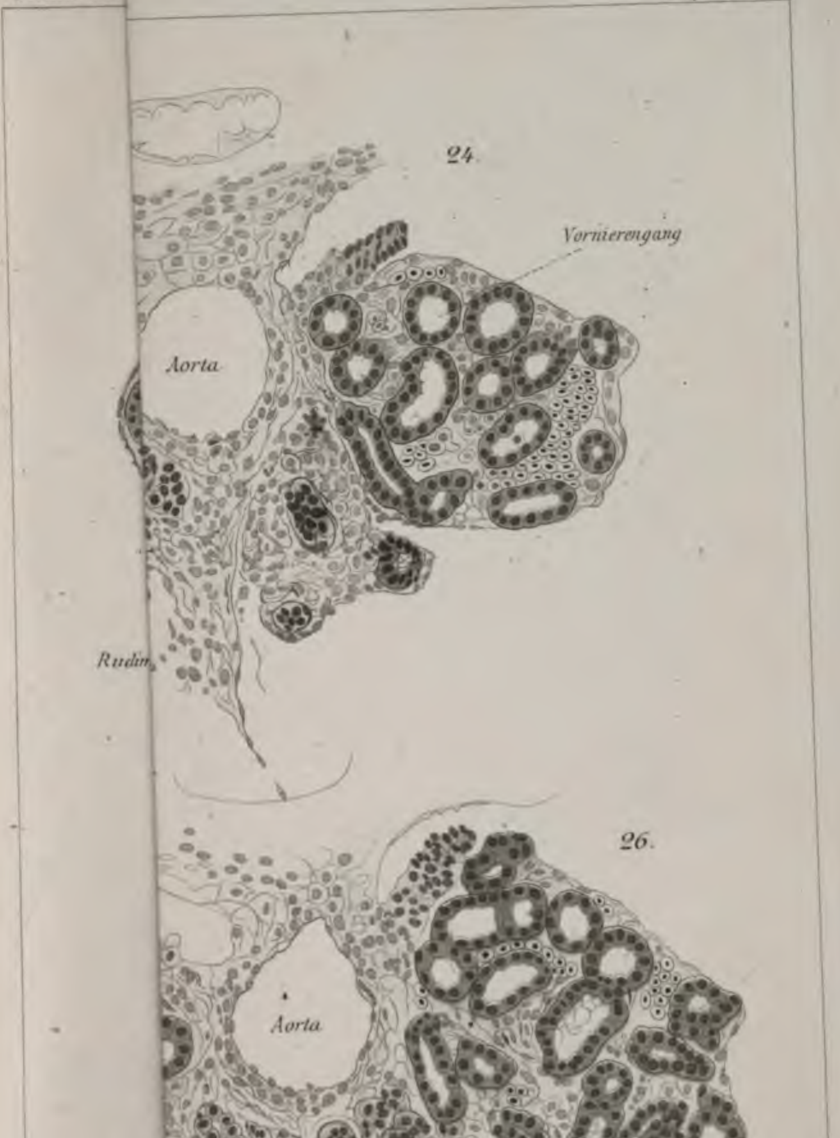
---

1) GAUDRY, Les enchaînements du monde animal dans le temps geologique. Mammifères tertiaires 102. 1878, p. 54.

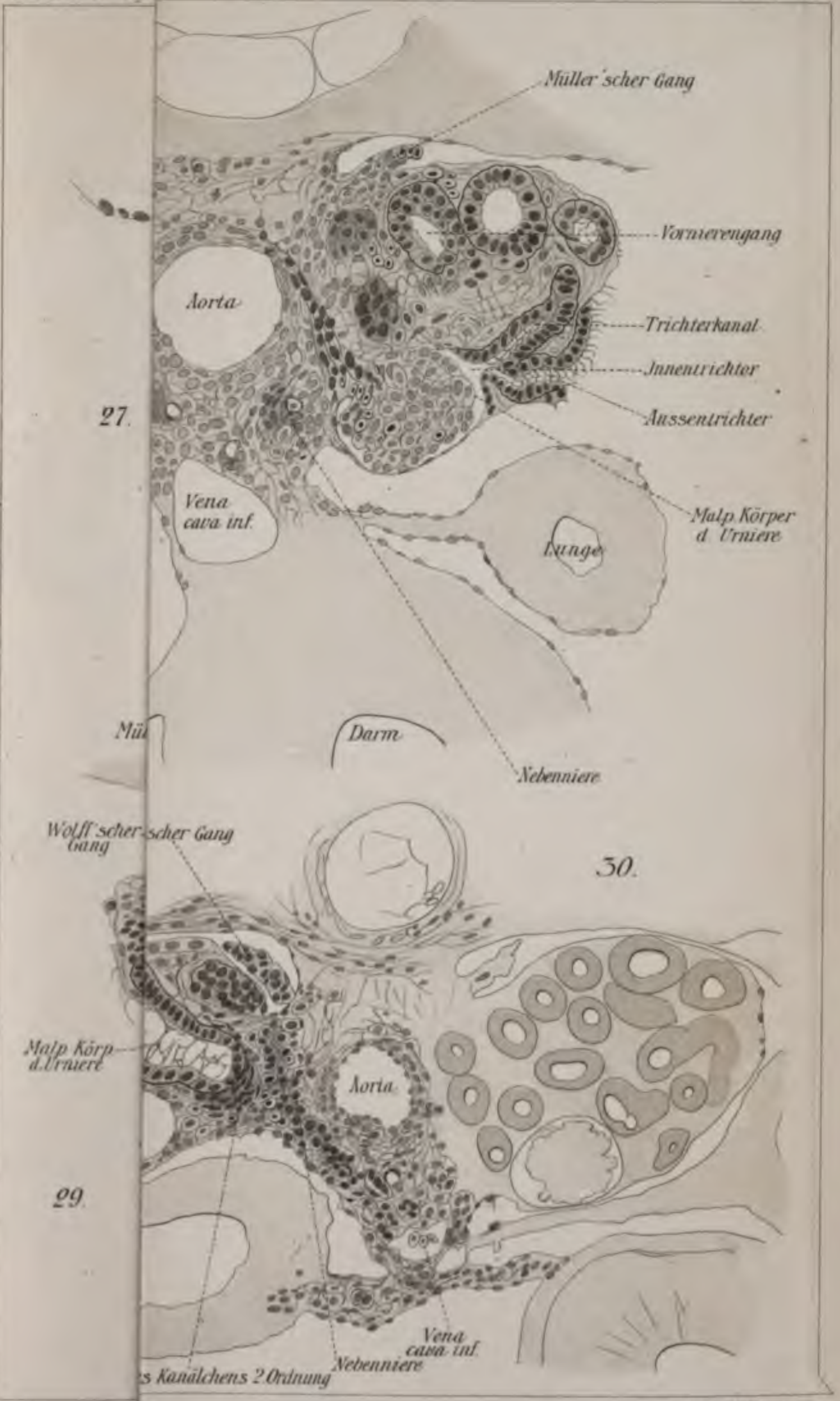
2) AMEGHINO, FLORENTINO, Nuevos restos de Mamiferos fosiles oligocenos recogidos por el profesor PEDRO SCALABRINI y pertenacientes al museo provincial de la ciudad del Parana. Bol. Acad. Cordoba (Argent.), Tomo 8, p. 181.

3) COPE, E. S., The mechanical causes of the development of the hard parts of the Mammalia. Journ. Morphol. Boston, Vol. 3.

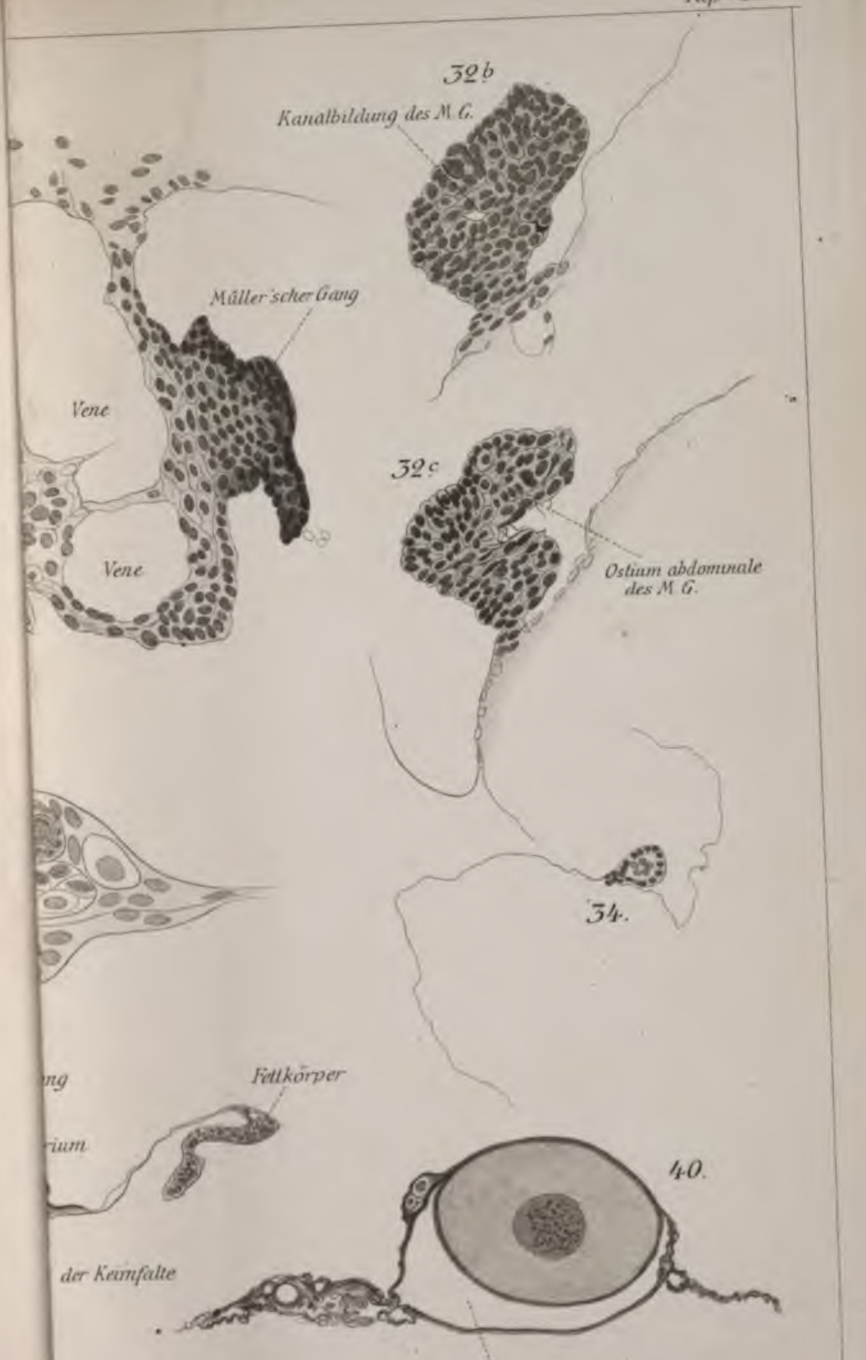

19b
20
Unterer Glomerulus
Nächst oberer Glomerulus über ihn geschoben
Übereinandergeschobene Glomeruli der Vorniere
Abgeschnürne Leibeshöhle der Vorniere
Nebenniere
Nebenniere
Müller'scher Gang
Vornierengang
Urniere
Malp. Körper d. Vorniere
Nebenniere
Nebenniere
Vorniere
örper d. Vorniere




E. Semon u. A. Giltsc
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

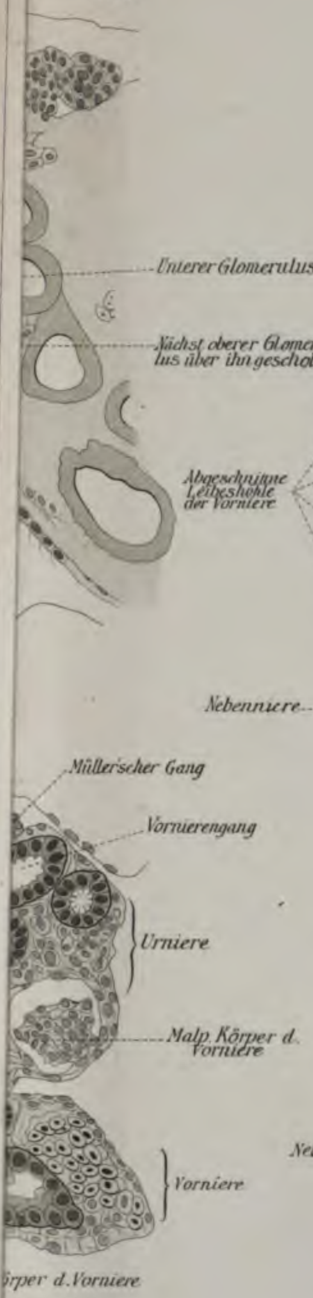

Müller'scher Gang
Vornierengang
Aorta
Trichterkanal
Innentrichter
Aussentrichter
27.
Vena cava inf.
Malp. Körper d. Urniere
Lunge
Darm
Nebenniere
Wolff'scher Gang
scher Gang
30.
Malp. Körp. d. Urniere
Aorta
29.
Vena cava inf.
Nebenniere
s Kanälchens 2. Ordnung

Taf. IX.

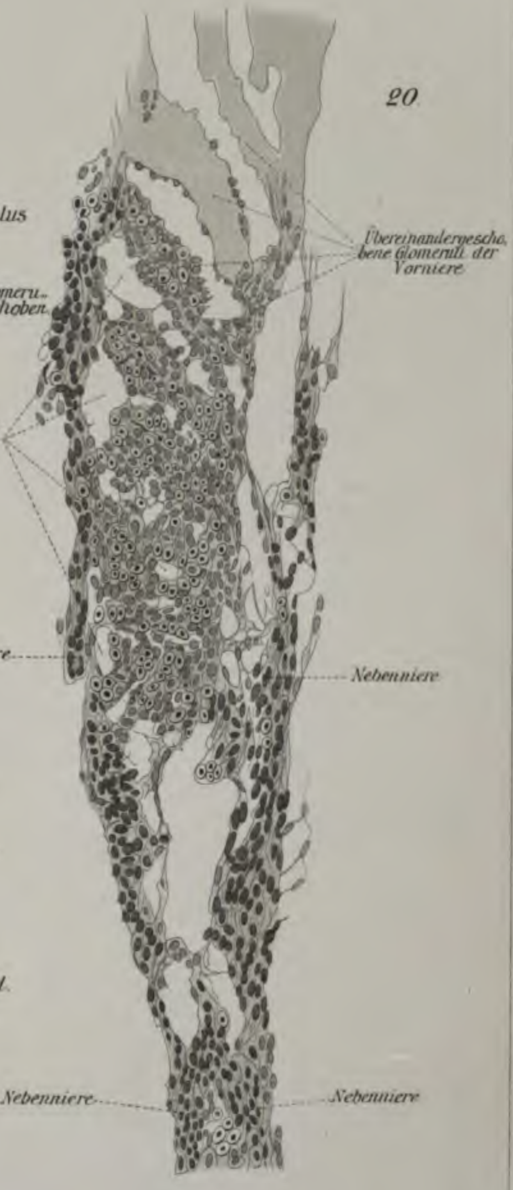


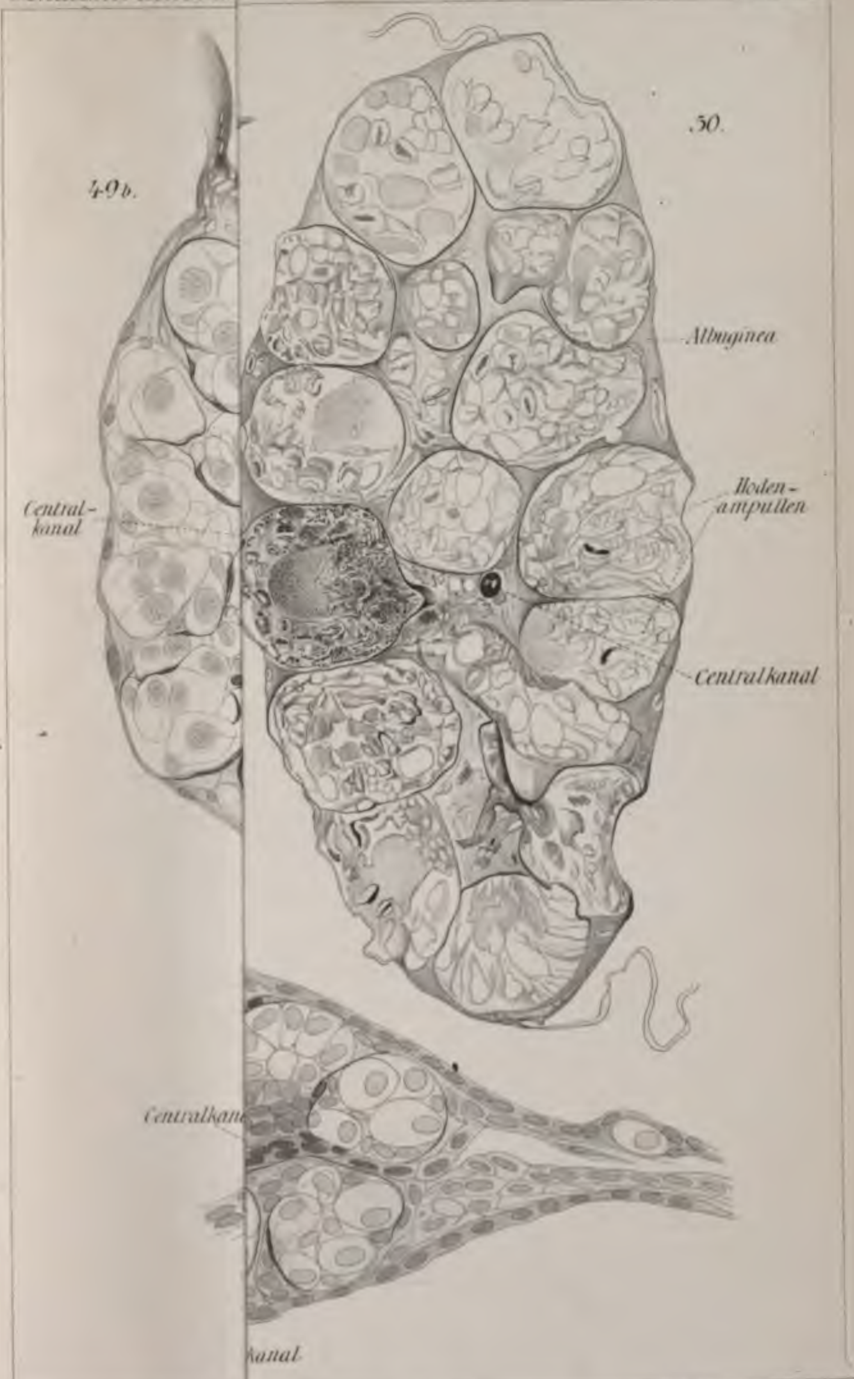

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

19b.


Unterer Glomerulus
Nächst oberer Glomerulus über ihn geschoben
Müller'scher Gang
Vornierengang
Urniere
Malp. Körper d. Vorniere
Vorniere
rper d. Vorniere

20.

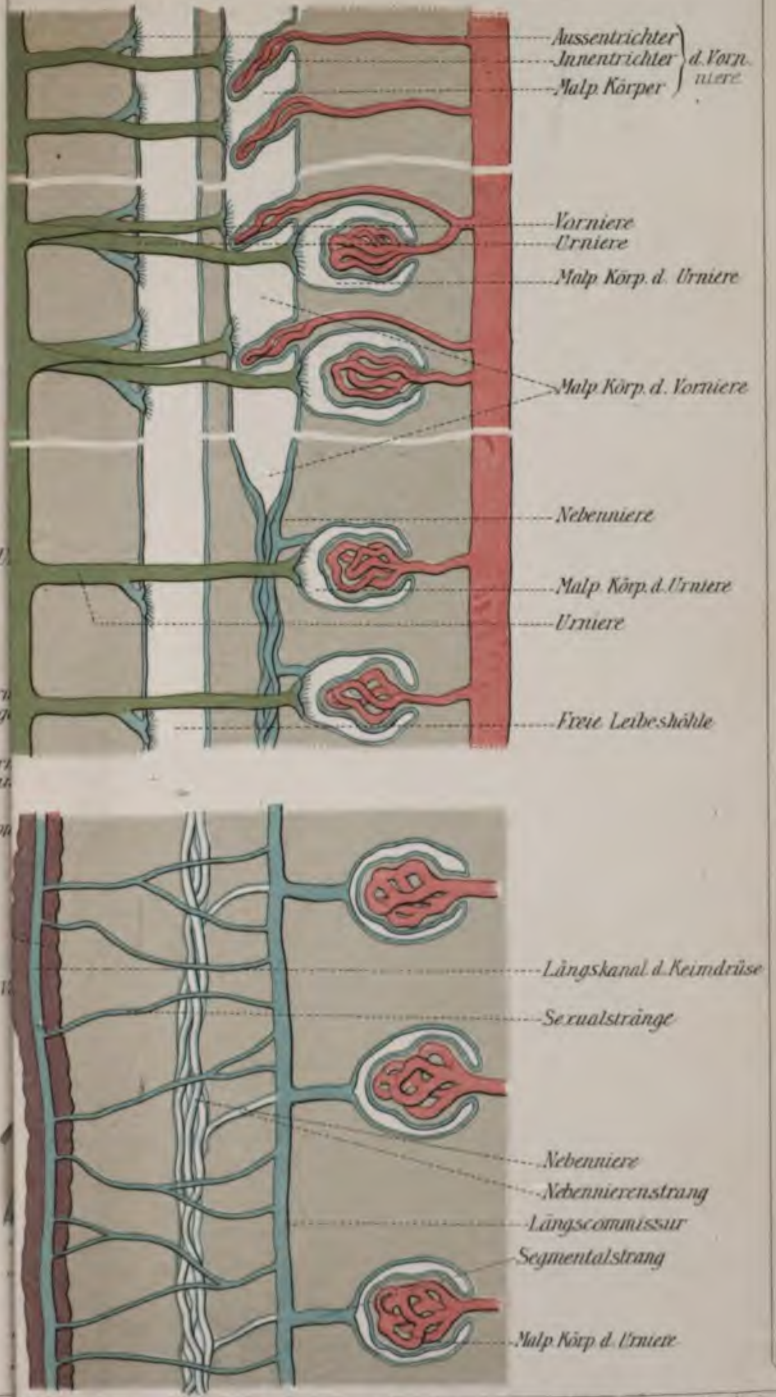

Übereinandergeschobene Glomeruli der Vorniere
Abgeschnittne Leibeshöhle der Vorniere
Nebenniere
Nebenniere
Nebenniere
Nebenniere


49 b.
50.
Albuginea
Central-
kanal
Hoden-
ampullen
Centralkanal
Centralkan
kanal

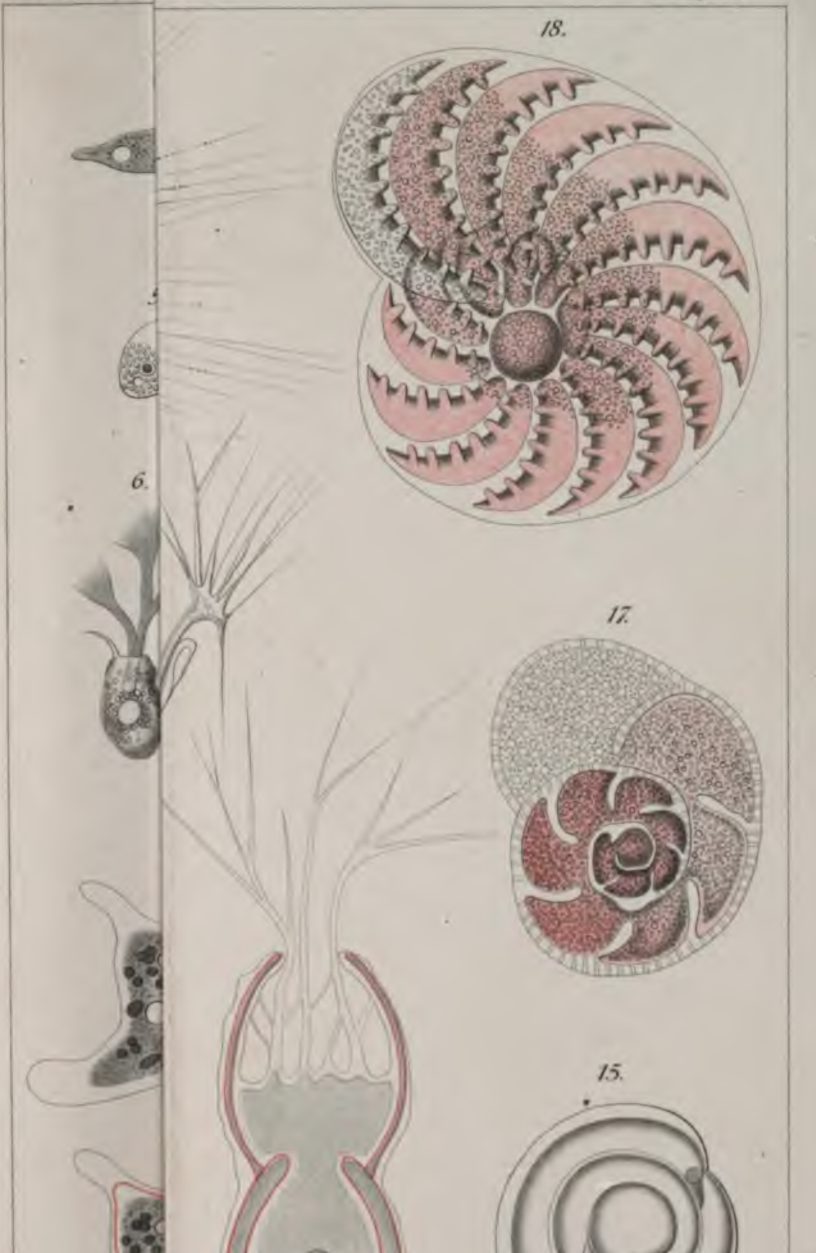
52a.

53a.

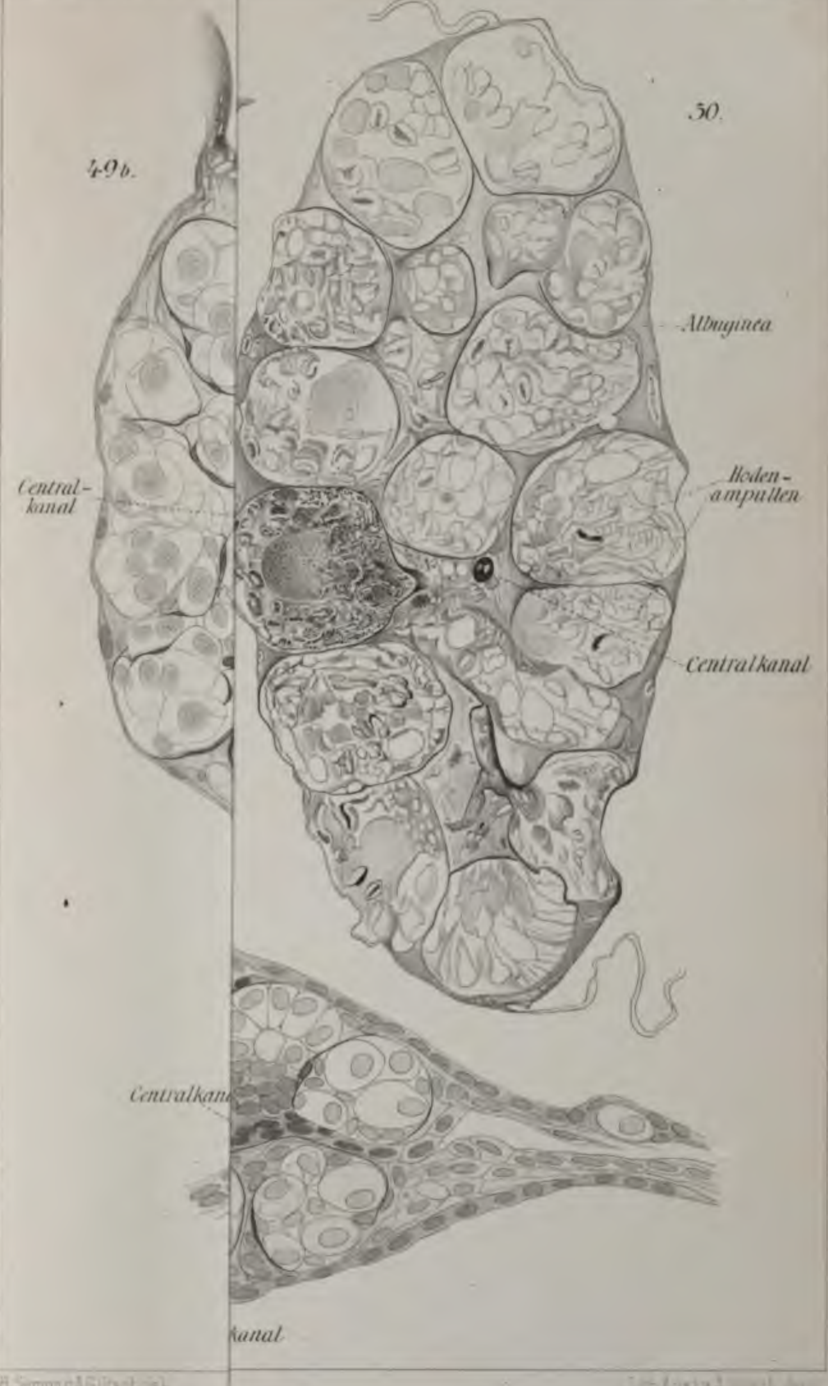
R. Semon u. A Giltsch, del.


Aussentrichter
Innentrichter
Malp. Körper
d. Vorniere
Vorniere
Urniere
Malp. Körp. d. Urniere
Malp. Körp. d. Vorniere
Nebenniere
Malp. Körp. d. Urniere
Urniere
Freie Leibeshöhle
Längskanal d. Keimdrüse
Sexualstränge
Nebenniere
Nebennierenstrang
Längscommissur
Segmentalstrang
Malp. Körp. d. Urniere

 Taf. XV.



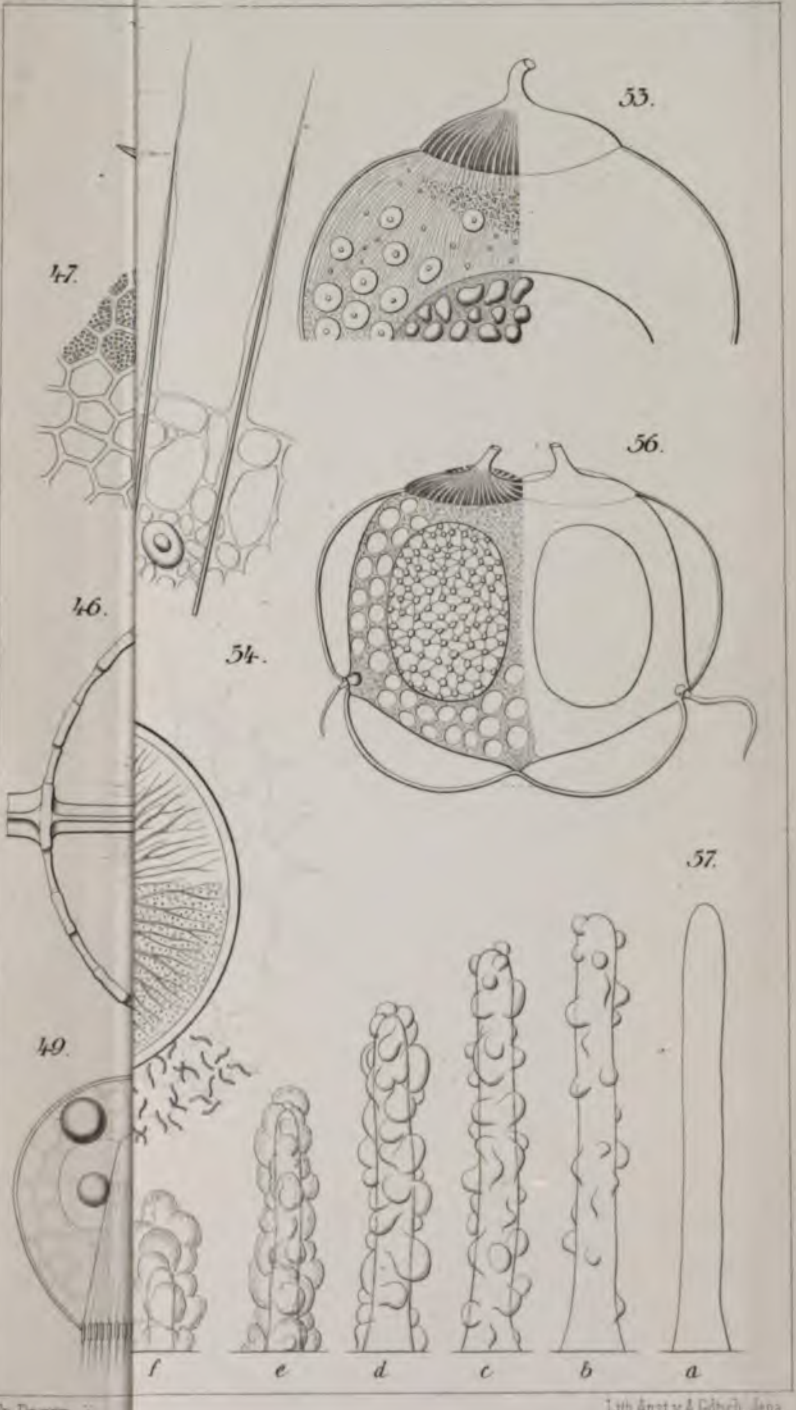

Fr. Dreyer. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.


49 b.
50.
Albuginea
Central-
kanal
Hoden-
ampullen
Centralkanal
Centralkan
kanal

52a.

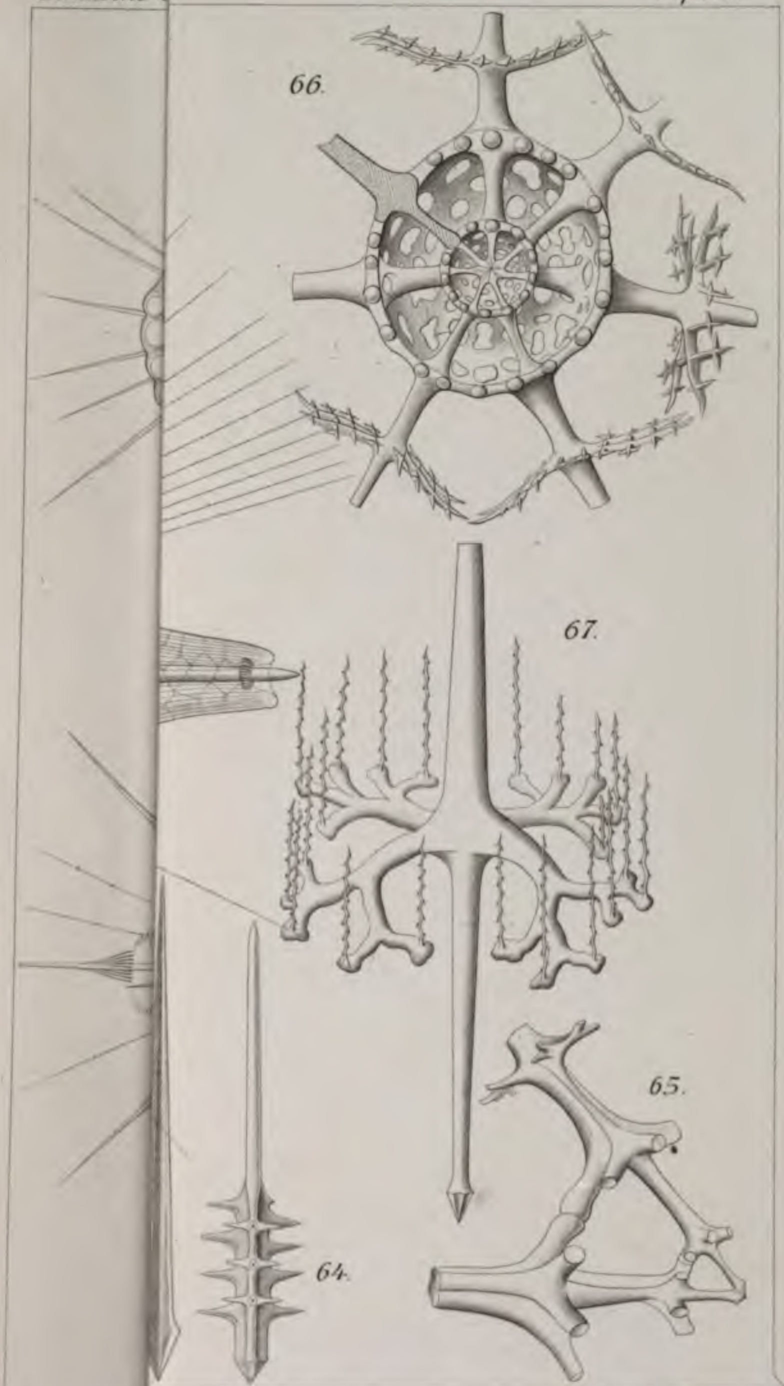
53a.

R. Semon u A.Giltsch, del.



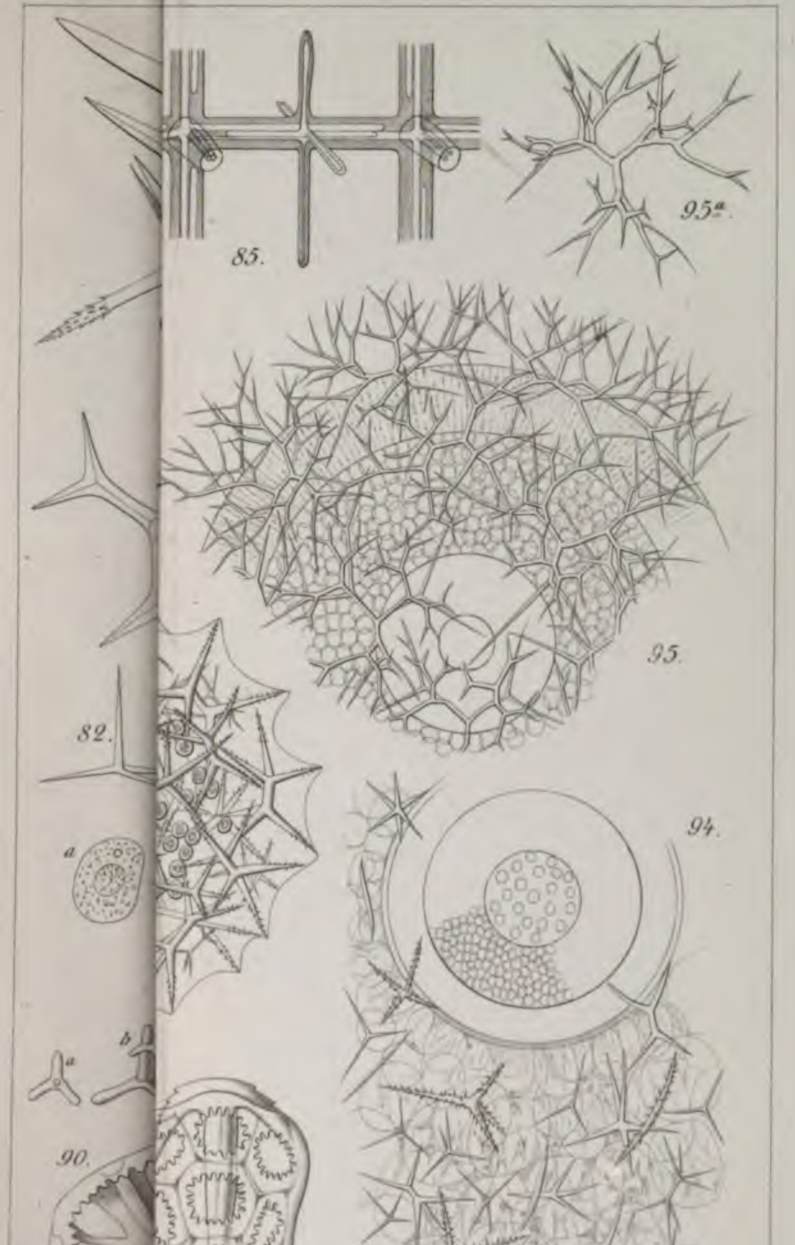

Pr. Dreyer.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

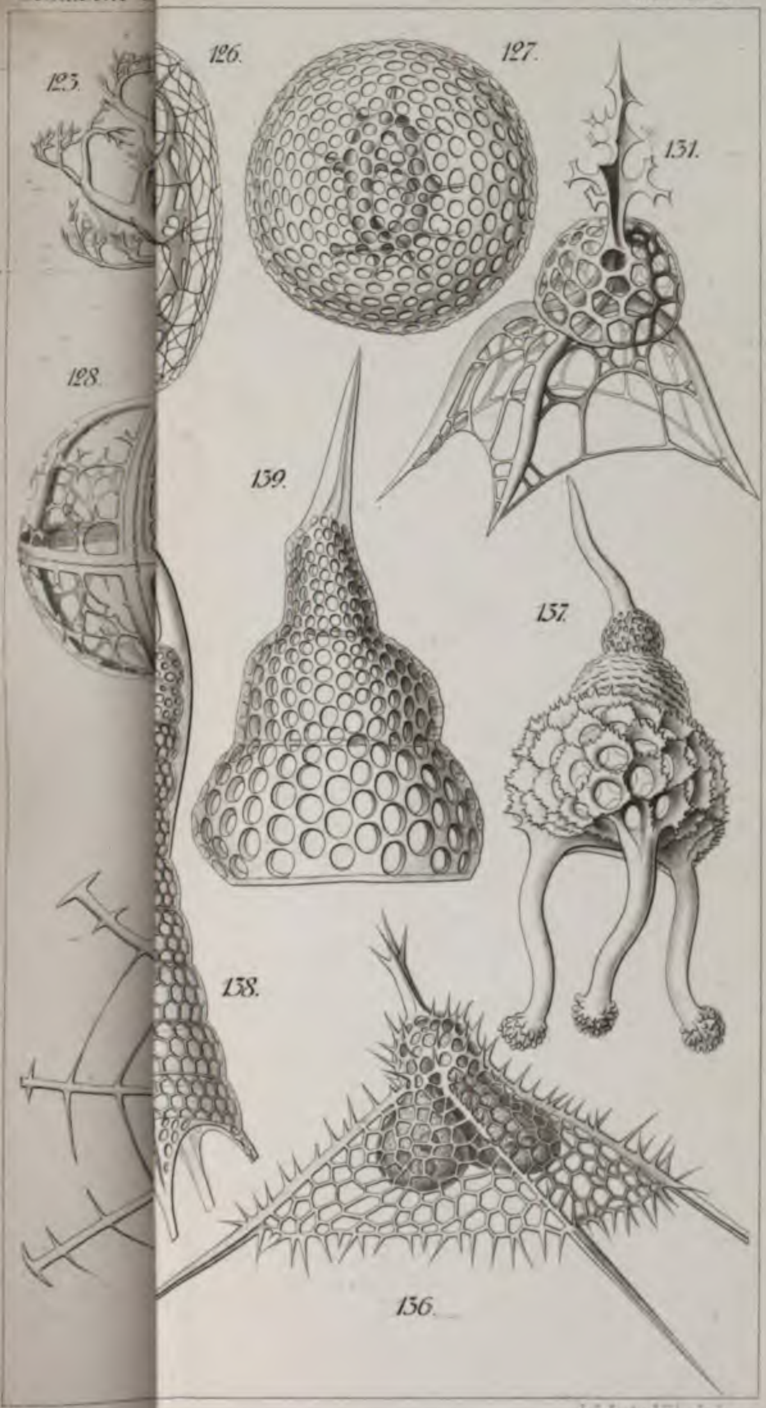



Fr. Dreyer.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

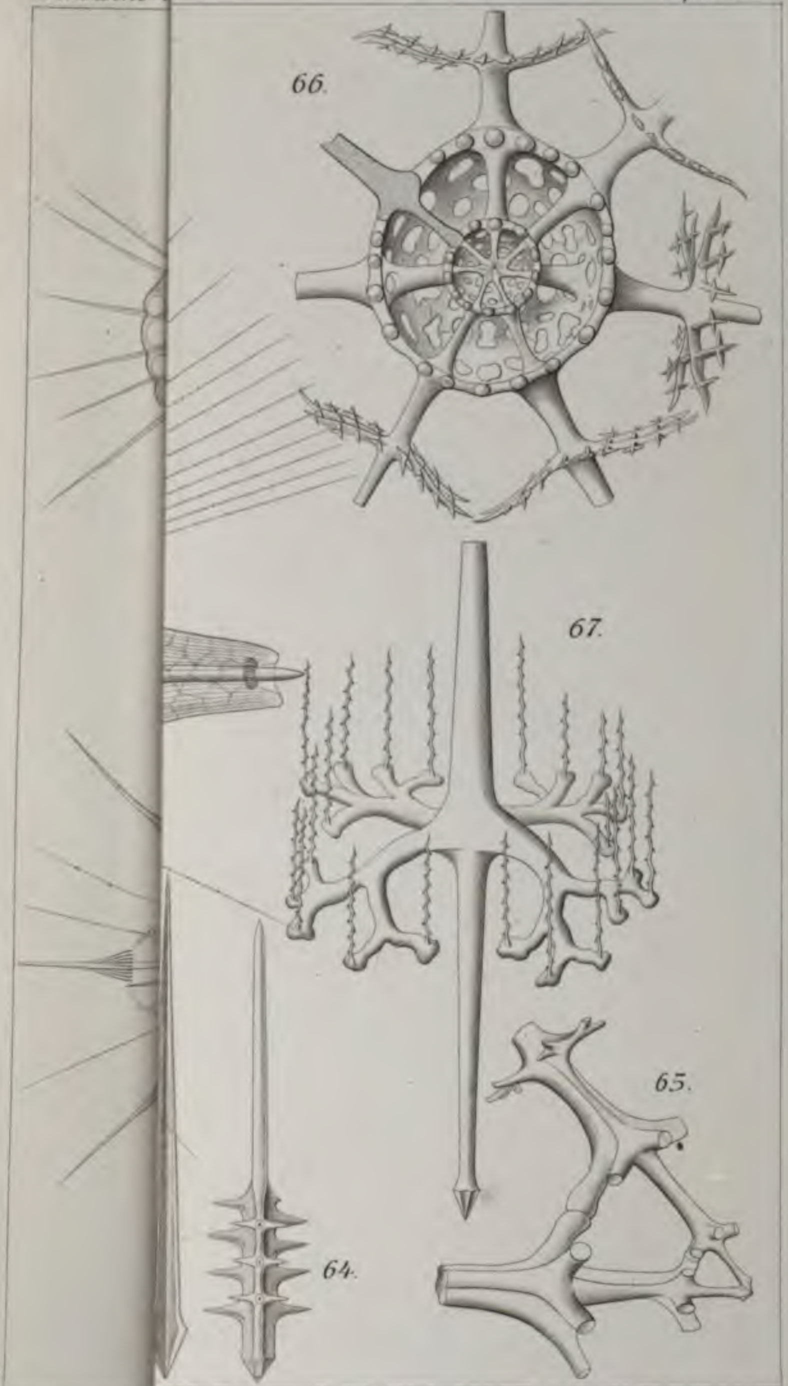



Fr. Dreyer.




Fr. Dreyer

Lith.Anst.v.A.Giltsch, Jena

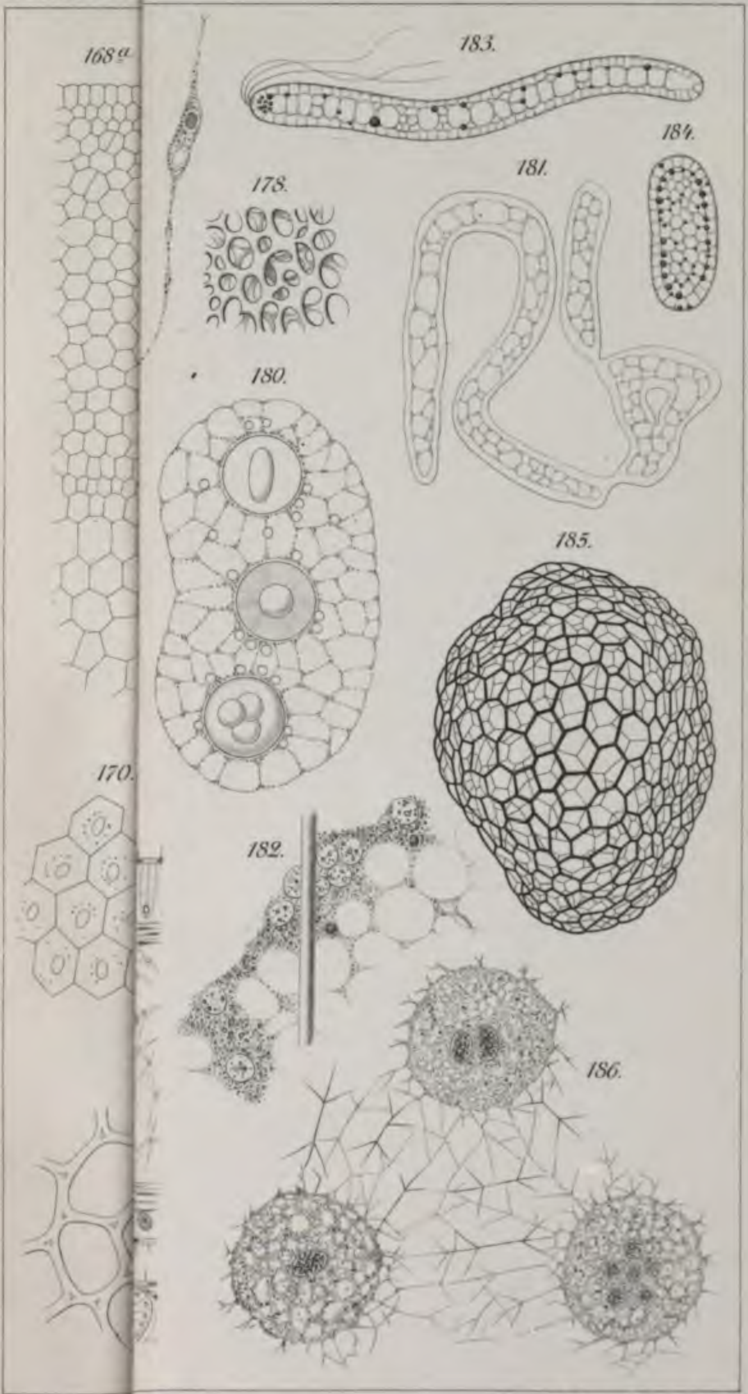


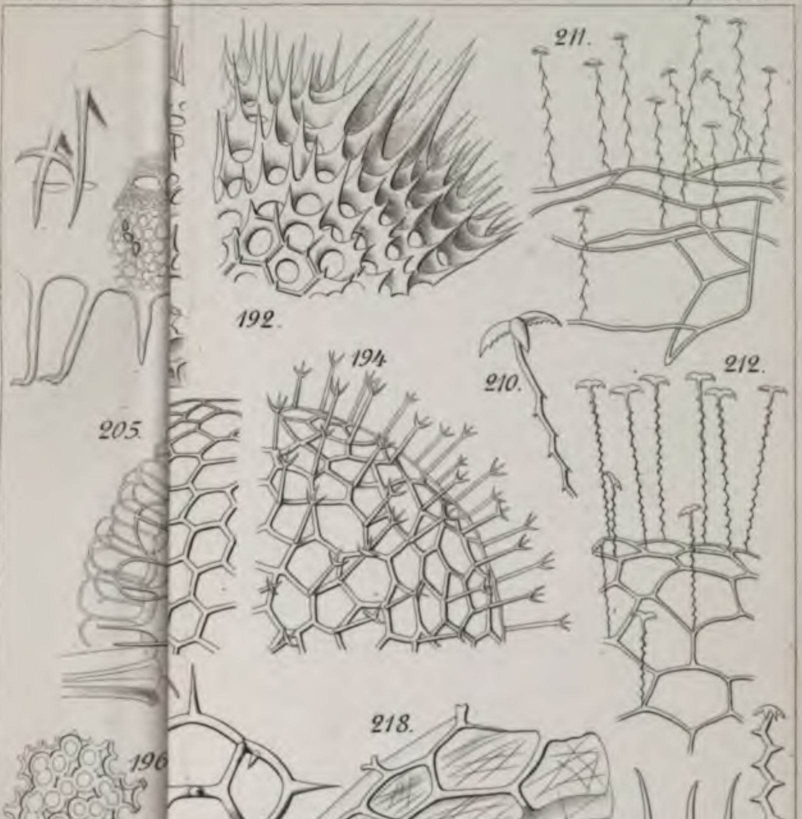

Fr. Dreyer.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

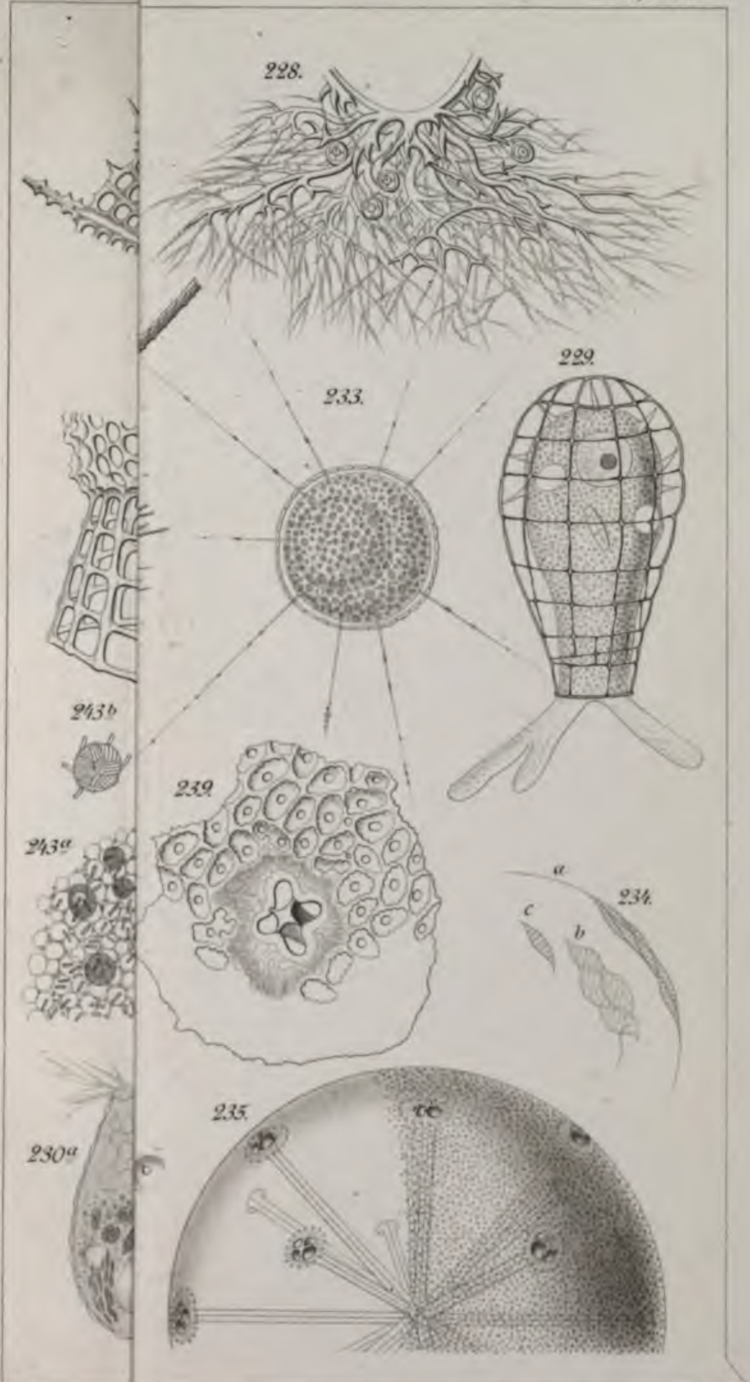
Fr. Dreyer

Lith. Anst v A. Giltsch, Jena


168a.
183.
184.
178.
181.
180.
185.
170.
182.
186.

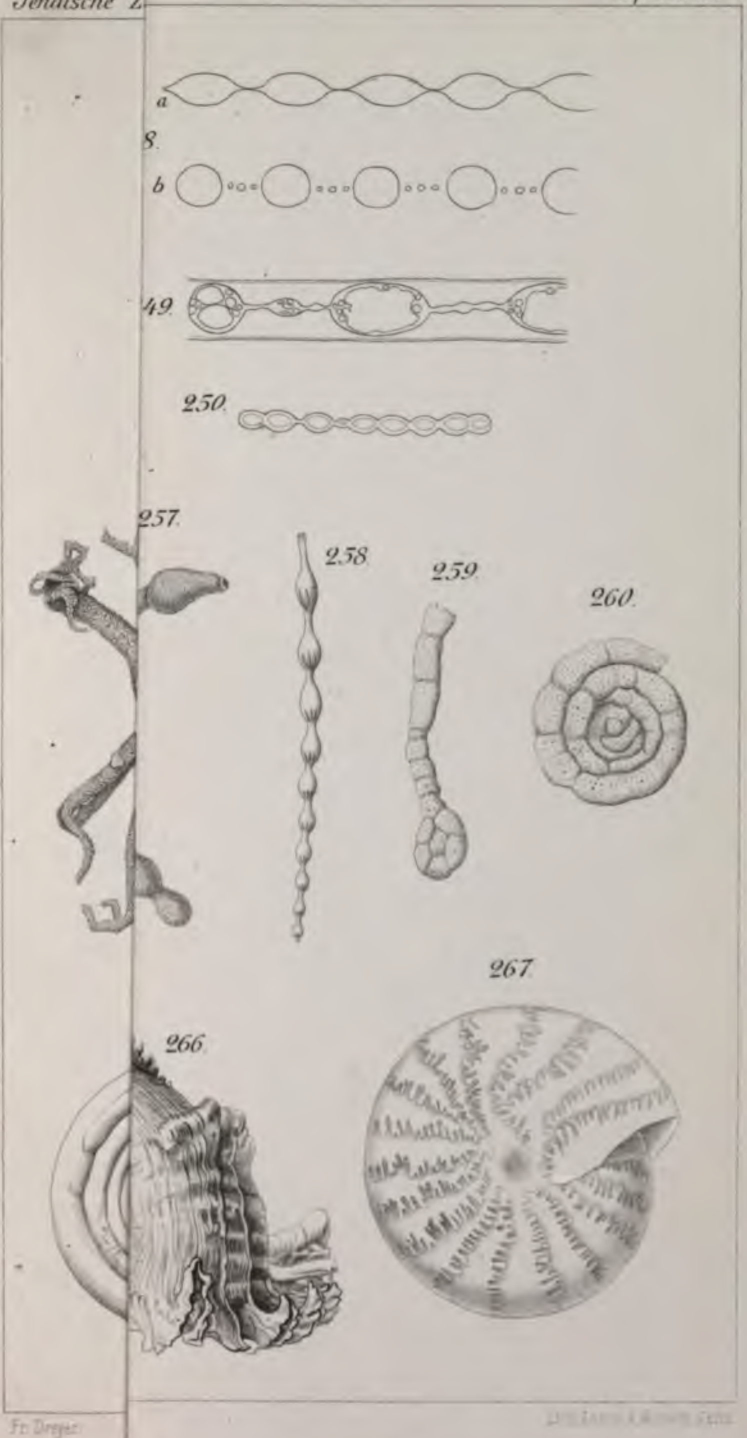



Fr. Dreyer. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.




Fr. Dreyer

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.




Fr. Dreyer.